



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>

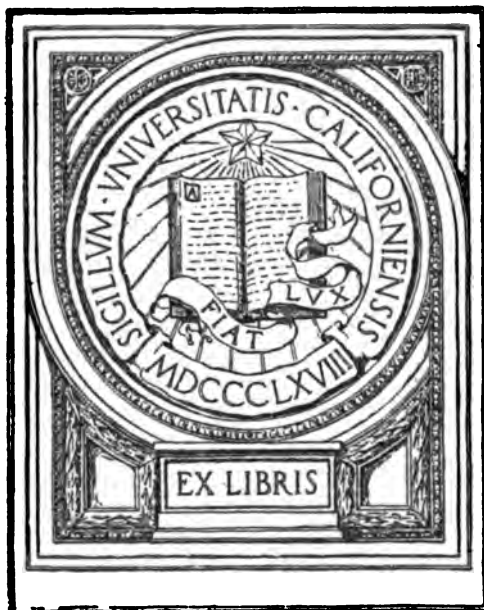
UC-NRLF



B 4 587 382

YD 32761

•FROM•THE•
•SCIENTIFIC•LIBRARY•OF•
•JACQUES•LOEB•



BIOLOGY
LIBRARY
G

2.50~

Grundzüge der marinen Tiergeographie.

Anleitung
zur Untersuchung der geographischen Verbreitung
mariner Tiere, mit besonderer Berücksichtigung der
Dekapodenkrebse

von
Dr. Arnold E. Ortmann
in Princeton N.J. — U.S.A.

Mit 1 Karte.

Jena.
Verlag von Gustav Fischer.
1896.

To Mr.
Abraham

OL 121

07

cap. 2

BIOLOGY
LIBRARY
G

BIOLOGY
LIBRARY
G

Vorwort.

Die Hauptaufgabe des vorliegenden Werkes ist es, das Augenmerk der wissenschaftlichen Welt auf das hochinteressante Studium der marinen Tiergeographie zu lenken, die bisher über Gebühr vernachlässigt wurde: abgesehen von einigen wenigen, unvollkommenen Versuchen aus älterer Zeit, haben wir kein Werk, dass die geographische Verbreitung der Meerestiere unter allgemeinen Gesichtspunkten und von einem wissenschaftlichen Standpunkt aus behandelt. Unter diesen Umständen musste es dem Verfasser die Hauptaufgabe sein, zunächst die Grundzüge festzustellen, nach denen man die Verbreitung mariner Tiere zu untersuchen hat, und dabei musste dann notwendigerweise oft von den marinen Tieren im besonderen abgesehen und es mussten allgemeine tiergeographische Principien entwickelt werden. Es ist zu erwarten, dass die letzteren, auf die bisher mit Vorliebe untersuchten terrestrischen Tiere angewandt, auch für diese von hoher Bedeutung sein und zu weiteren Untersuchungen anregen werden.

Die mit der Frage nach der Verbreitung der Arten eng zusammenhängende, nach der Entstehung der Arten, machte es für den Verfasser notwendig, zu der letzteren entschiedene Stellung zu nehmen und er hofft, dass die von ihm gegebene Neubegründung und Neueinführung eines schon alten, aber oft missverstandenen Prinzipes, des der Separation oder Isolierung, in dessen Betonung und Auffassung er unter den zeitgenössischen Descendenztheoretikern durchaus nicht allein steht, dazu beitragen wird, diesem Prinzip die gebührende allseitige Anerkennung zu verschaffen.

Um die Anwendung der aufgestellten tiergeographischen Prinzipien in der Spezialforschung zu erläutern, hat der Verfasser die Gruppe der Dekapodenkrebse, mit denen er sich in letzter Zeit vorwiegend beschäftigt hat, als Beispiel herangezogen. Natürlich konnte auf die

äussersten Einzelheiten nicht eingegangen werden: um einen Begriff davon zu bekommen, wie sich der Verfasser tiergeographische Monographien denkt, mag auf seine an anderen Stellen erschienenen Spezialstudien verwiesen werden, die späterhin noch fortgesetzt werden sollen. Aus ihnen ist besonders zu ersehen, dass ohne ausgedehnte und kritische, systematische Vorarbeiten ein fruchtbares geographisches Studium undenkbar ist.

Princeton N.J., im Juli 1895.

Dr. Arnold E. Ortmann.

Kapitel I.

Geschichtlicher Überblick über die Entwicklung der tiergeographischen Wissenschaft.

Die ersten Versuche, die geographische Verbreitung der Tiere im Zusammenhang darzustellen, und die eigentümlichen Erscheinungen derselben unter gemeinsame Gesichtspunkte zu bringen, wurden ziemlich unabhängig voneinander von verschiedenen Seiten gemacht. Beeinflusst waren diese Versuche vor allen Dingen durch die zu jener Zeit auf botanischem Gebiete*) vorliegenden Studien und schlossen sich in ihrer Methode durchaus an diese an. Da ferner zu jener Zeit in den biologischen Wissenschaften der DARWIN'sche Entwicklungsgedanke noch nicht Platz gefunden hatte, so wurde die damalige Tiergeographie ganz wesentlich von diesem Mangel beeinflusst: sie war eine rein deskriptive Wissenschaft, gegründet auf empirische Thatsachen, ohne das Bestreben, den Kausalzusammenhang der jetzt vorliegenden Thatsachen erklären zu wollen. Der Weg, den diese Forschung ging, war ein sehr einfacher. Die durch die systematischen Studien bekannt gewordenen Daten des Vorkommens der verschiedenen Tierarten wurden statistisch zusammengestellt, und man suchte dann diejenigen Formen zusammenzugruppieren, deren Verbreitung sich über dieselben Teile der Erde erstreckte. Man glaubte so, nach der Ähnlichkeit oder Unähnlichkeit des Tierlebens auf bestimmten Teilen der Erdoberfläche, eine Anzahl Gebiete unterscheiden zu können, deren jedes durch einen besonderen Charakter der Fauna ausgezeichnet

*) Beiläufig mag hier bemerkt werden, dass die pflanzengeographische Forschung bis zur neueren Zeit ungefähr auf denselben Wegen fortgeschritten ist, wie die tiergeographische. Es ist wesentlich eine Sammlung von empirischem Material von Einzerverbreitungen, die in willkürlicher Weise zu „Reichen“ zusammengestellt werden, die nach floristischen Charakteren bestimmt werden. Es ist gegen diese Art der Forschung derselbe Vorwurf zu erheben, den ich im folgenden der bisherigen Tiergeographie machen werde: es wird viel zu wenig nach der kausalen Begründung der Pflanzenverbreitung durch physikalische Ursachen gesucht und alle Einteilungen der Erde in pflanzengeographische Reiche tragen allzusehr den Charakter des subjektiven Ermessens der betreffenden Autoren. — Als Beispiel vergleiche: DRUDE, Die Florenreiche der Erde. — PETERMANN's geograph. Mitteil. Ergänzungsheft No. 74, 1884.

sei. Da jedoch ein Klassifikationsbedürfnis vorhanden war, so war die nächste Frage bei diesen Versuchen die, wie lassen sich diese Gebiete (Regionen, Provinzen etc.) nach den auf der Erde gegebenen Bedingungen gruppieren, und der nächstliegende Gedanke war, dem Einflusse des Klimas eine wesentliche Rolle zuzuschreiben: man ordnete die tiergeographischen Gebiete nach Klimazonen an. Jede weitere Einteilung, die versucht wurde, blieb aber dem subjektiven Ermessen des betreffenden Autors überlassen, und wir sehen, dass dann auch thatsächlich die einzelnen Forscher, mochten sie nun das Tierreich im ganzen oder einzelne Gruppen untersuchen, oft sehr wesentlich voneinander abweichende Meinungen hatten: der eine hielt eben diese, der andere jene Ähnlichkeit oder Unähnlichkeit für wichtiger. Es führte diese Art und Weise der Arbeit auch ferner zu einer weitgehenden Zersplitterung, indem die Erdoberfläche in eine grosse Anzahl kleiner geographischer Abteilungen geteilt wurde, die oft nur durch eine Tierform charakterisiert wurden und sich in gar keine Parallele miteinander setzen liessen. Selbstverständlich trug die zur damaligen Zeit noch sehr unvollkommene systematische Kenntnis des Tierreiches, besonders die Unkenntnis des pelagischen und abysalen Lebens, dazu bei, ein gründliches Studium zu verhindern.

Erste Periode: die ältesten Versuche von WAGNER, L. AGASSIZ, DANA, SCHMARDA. — Als erster Versuch, die geographische Verbreitung gewisser Tiere zu untersuchen, ist eine Arbeit von A. WAGNER*) zu nennen: die älteren Arbeiten**) sind unwichtig, da dort nur die Daten des Vorkommens zusammengestellt werden, ohne gemeinsame Gesichtspunkte zu geben.***) WAGNER teilte die Erde für die Säugetiere in eine Anzahl Tierprovinzen ein, die er nach circumpolaren Zonen, also klimatischen Prinzipien, anordnet, und die dann nach den Kontinenten in ihrer jetzigen rein äusserlichen Begrenzung weiter eingeteilt werden. In ganz ähnlicher Weise teilte L. AGASSIZ†) die Erde in circumpolare Zonen ein und nahm innerhalb dieser willkürliche Unterabteilungen an. Eine scharfe Begrenzung der klimatischen Zonen wurde weder von WAGNER, noch von L. AGASSIZ versucht. — Ein dritter tiergeographischer Versuch wurde von DANA††) gemacht. DANA untersuchte die Verbreitung der Korallen und wurde durch die thatsächlich vorhandene scharfe klimatische Begrenzung der Rifffkorallen dazu geführt, das klimatische Prinzip ganz besonders hervorzuheben. Er suchte nach einem exakten Mittel, die klimatischen Zonen zu begrenzen, und glaubte dieses in der absoluten Höhe der Temperatur zu finden. Da aber an einem und demselben Orte die Temperatur nach der Jahreszeit schwankt, so konstruierte er für die Meere Linien gleicher niederster Temperatur im Winter (Isokrymen),

*) A. WAGNER, Die geographische Verbreitung der Säugetiere. — Abhandl. Math. Physik. Class. Bayer. Akad. Wiss. München 1844–46.

**) Citirt bei WAGNER, p. 4–7.

***) So gruppiert z. B. SWAINSON (*A treatise on the geography and classification of animals* — in: LARDNER's *The Cabinet Cyclopaedia*. London 1835) die Tiere nach den fünf Erdteilen.

†) In mehreren Arbeiten, besonders: *Sketch of the natural provinces of the animal world and their relation to the different types of Man*. in: NOTT and GLIDDON, *Types of Mankind*. Philadelphia 1854, p. LVIII ff. — Die Citate der übrigen Arbeiten von L. AGASSIZ (1845–54) siehe bei ALLEN, in: *Bull. Mus. Compar. Zool. Cambridge* II, 1871, p. 375, Anmerk.

††) DANA, *U. S. Explor. Exped. Zoophytes* 1848, p. 101–104 und *ibid. Geology*, p. 134 ff.

offenbar ausgehend von der Beobachtung, dass der Verbreitung der Korallriffe durch eine bestimmte niederste Temperatur ein Ziel gesetzt ist. *) Etwas später behandelte DANA **) die geographische Verbreitung der Krebse, und hob, beeinflusst durch die Korallenarbeit, das klimatische Prinzip ganz einseitig hervor. Er kombinierte zwar die klimatische Einteilung mit einer topographischen, diese ist aber, wie bei den vorangehenden Autoren, ganz willkürlich von den äusseren geographischen Verhältnissen der Erde genommen. Die Folge davon war, dass die DANA'sche Einteilung in tiergeographische Provinzen einen durchaus künstlichen Charakter trägt, und dass sich die tatsächliche Verbreitung der Krebse durchaus nicht an diese Provinzen bindet. — Der wesentliche Unterschied DANA's von WAGNER und L. AGASSIZ beruht darin, dass seiner Einteilung nicht die zoologische Empirie zu Grunde liegt, sondern dass ein scharf aufgefasstes physikalisches Prinzip eingeführt wird, das Prinzip der Isokrymen (Linien gleicher Winterkälte); dieses Prinzip wird jedoch übermässig in den Vordergrund gedrängt und das mit ihm verbundene topographische entbehrt jeder scharfen Definition. Nichtsdestoweniger sind die Arbeiten DANA's nicht nur für die marine Tiergeographie, sondern auch allgemein wichtig, da sie den ersten Versuch darstellen, die Tiergeographie von den meist unvollständig bekannten chorologisch-systematischen Thatsachen unabhängig zu machen, und physikalische Prinzipien einzuführen. Leider ist niemand in dieser Beziehung DANA gefolgt.

Im Jahre 1853 veröffentlichte SCHMARDA ***) eine Einteilung der Erde in tiergeographische Reiche, die sich in ihrem ganzen Charakter eng an die in der botanischen Wissenschaft damals üblichen Einteilungen anschliesst. SCHMARDA unterscheidet 31 festländische und 10 oceanische Reiche. Diese Einteilung leidet an mehreren Fundamentalfehlern. Zunächst sind die einzelnen Reiche nicht scharf begrenzt und unlogisch aufgefasst: scheinbar sind sie empirisch gewonnen, in der That aber nur von der Willkür des Verfassers abhängig; sie werden nach gewissen Tieren charakterisiert, diese Charakterformen sind aber ganz willkürlich ausgewählt und entstammen oft den heterogensten Tiergruppen. Oft kann man sich kaum des Lächelns enthalten, wenn man Charakterisierungen, wie z. B. die folgenden, findet: 16 (festländisch), Mittel-Amerika „Reich der Landkrabben“, (oceanisch) 7, Indischer Ocean „Reich der Hydriden und Buccinoiden“, 8, Tropischer Stiller Ocean „Reich der Korallen und Holothurien“! Ferner ist ein wesentlicher Fehler, dass die festländischen Reiche für alle terrestrischen, die oceanischen für alle Meerestiere gelten sollen. Der gänzliche Mangel entwicklungsgeschichtlicher Vorstellungen †) mag zum Teil mit diese Fehler veranlasst haben. Dagegen findet sich bei SCHMARDA zum ersten Male ein wichtiger Gedanke angedeutet, nämlich der, dass nicht alle Tiere sich denselben Bedingungen fügen. Es

*) Diese Beobachtung war zuerst von COUTHOUY gemacht worden (Remarks upon Coral-Formations in the Pacific; with suggestions as to the causes of their absence in the same parallels of latitude, on the coast of South America. — Boston Journ. Nat. Hist. IV. 1844).

**) DANA, U. S. Explor. Exped. Crustacea II. 1852, p. 1395 ff. und p. 1451 ff., auch separat unter dem Titel: On the classification and geographical distribution of Crustacea. Philadelphia 1853.

***) SCHMARDA, Die geographische Verbreitung der Tiere. Wien 1853.

†) SCHMARDA polemisiert z. B. gegen LAMARCK, siehe p. 156 Anmerk. 262.

spricht sich diese Ansicht einmal darin aus, dass er eine gesonderte Einteilung für festländische und marine Tiere vornimmt, und dann besonders darin, dass er gelegentlich bemerkt, auch die Parasiten seien als eine besondere Gruppe anzusehen, die sich nach anderen Gesetzen richtet. Es tritt uns hier zum ersten Male, aber in ganz verschwommener und unklarer Weise, der Gedanke der „Lebensbezirke“ entgegen.

Zweite Periode: bis A. AGASSIZ und WALLACE. Periode des Streites über die Anzahl der tiergeographischen Regionen, und die ersten Versuche, eine wissenschaftliche Grundlage der Tiergeographie zu legen. — Die ganze bisherige Entwicklung der Tiergeographie ist charakterisiert durch das völlige Fehlen des Entwicklungsgedankens. Erst von dieser Zeit an begann derselbe sich in der biologischen Forschung einzubürgern, es ist aber eine sehr bemerkenswerte Thatsache, dass dieser Gedanke für die tiergeographische Forschung auf noch lange Zeit ohne jeden Einfluss blieb.*) Die Mehrzahl der Forscher, die sich tiergeographischen Problemen zuwandten, schritt noch auf den alten, besonders von DANA und SCHMARDA angegebenen Bahnen weiter, und nur einzelne — man möchte sagen schüchterne — Versuche wurden gemacht, auch in dieser Richtung eine Umgestaltung der tiergeographischen Forschung anzustreben. In der ganzen Zeit, bis zu den unten näher zu besprechenden epochemachenden Arbeiten von A. AGASSIZ (1872—74) und WALLACE (1876) sind nur einige wenige Spezialarbeiten rühmend hervorzuheben. So eine von HUXLEY**), in der bei einer kleinen Gruppe von Vögeln Untersuchungen über die geographische Verbreitung angestellt werden, die wesentlich die Verwandtschaftsverhältnisse und die phylogenetische Entwicklung berücksichtigen. In ähnlicher Weise behandeln JÄGER und BESSELS***) die geographische Verbreitung der Hirsche mit besonderer Hervorhebung der geologischen und phylogenetischen Entwicklung. Die Mängel, die der damaligen Tiergeographie anhafteten, wurden am schärfsten von SEMPER†) erkannt, indem er sagt (p. 228): „Unsere gesamte Tiergeographie ist in der That nichts anderes, als ein grosser Haufe sinnlos zusammengewürfelter Bausteine.“ SEMPER macht bei der Untersuchung der Verbreitung der Holothurien auf einige sehr wichtige Punkte aufmerksam: besonders berücksichtigt er die Verwandtschaftsverhältnisse und sucht an der Hand derselben die Entstehung der jetzigen Verbreitung zu erklären; dabei unterscheidet er scharf (p. 213 ff.) zwischen den Ent-

*) Ein von DARWIN selbst gemachter Versuch (A Monograph of the Cirripedia Balanidae. London 1854, p. 159—171) beschränkt sich nur auf die Angabe einiger klimatischen Prinzipien, die bei der Verbreitung der Cirripeden in Betracht kommen, und die sich im wesentlichen auf DANA's Angaben beziehen. Im übrigen stellte DARWIN nur empirische Provinzen auf, die sich aber von einem wesentlichen Fehler, der sonst gemacht wurde, frei hielten: von der Zersplitterung in Lokalfaunen. Es ist dieser Umstand aber wohl auf Rechnung der eigentümlichen Natur der untersuchten Tiergruppe zu schreiben.

**) HUXLEY, On the classification and distribution of the Alectoromorphae and Heteromorphae. — Proceed. Zool. Soc. London 1868, p. 294 ff.

***) JÄGER und BESSELS, Die geographische Verbreitung der Hirsche mit Bezug auf die Geschichte der Polarländer. — PETERMANN's geograph. Mitteil. 16, 1870, p. 82 ff.

†) SEMPER, Reisen im Archipel der Philippinen, II. 1. Holothurien. 1868, p. 203—229.

stehungscentren der Arten und ihrer späteren Verbreitung durch Wanderung, auch geht er auf frühere geologische Verhältnisse ein.

Die übrigen Forscher in diesem Zeitraum (von SCHMARDA bis A. AGASSIZ und WALLACE) befolgten noch immer den alten Weg: sie liessen sich von ihrer subjektiven Ansicht über den Gesamteindruck der Ähnlichkeit oder Unähnlichkeit der Faunen leiten und stellten danach eine Anzahl von Reichen, Regionen, Provinzen u. dergl. auf, deren Grenzen teils ungenügend bestimmt waren, teils sich an die äusserlichen geographischen Grenzen hielten. Diese ganze Periode ist infolge davon dadurch ausgezeichnet, dass jeder Forscher seine eignen Ansichten über tiergeographische Regionen hatte, und dass die wissenschaftliche Kontroverse sich darauf beschränkte, die Berechtigung der einen Ansicht anderen gegenüber zu verfechten: man stritt sich um die Anzahl und den Wert der einzelnen Regionen, den letzteren suchte man oft zahlenmässig durch die Anzahl der eigentümlichen Gattungen und Arten festzustellen! Da die einzelnen Forscher oft ganz spezielle Tiergruppen untersuchten, wollte ferner jeder die in seiner Lieblingsgruppe gewonnenen Resultate gern auf die anderen Gruppen übertragen, oder doch dieselben mit den letzteren in Einklang bringen: man suchte nach einer typischen Tiergruppe für die Einteilung der Erde in tiergeographischer Beziehung, und die so gewonnenen Regionen sollten allgemeine Gültigkeit haben.

Eine Arbeit, die sich noch ganz an die Methode von SCHMARDA anschliesst, ist die Einteilung der Verbreitung der Mollusken, wie sie von WOODWARD*) versucht wurde. Wenn auch WOODWARD gelegentlich (p. 352) die Wichtigkeit der „natural barriers“ berührt, so konstruiert er doch seine 18 marinen Provinzen und 27 Landregionen ganz willkürlich nach subjektivem Ermessen, ohne auf die natürlichen physikalischen Verhältnisse einzugehen. Auch eine spätere zweite Ausgabe desselben Werkes**) zeigt in dieser Hinsicht keine Besserung. Eine Anzahl von tiergeographischen Versuchen dieser Zeit, vor allen einer von SCLATER***) über die Vögel und einer von GÜNTHER†) über die Reptilien, sind von ziemlicher Wichtigkeit geworden, da die dort gegebenen Einteilungen von der wissenschaftlichen Welt vielfach adoptiert wurden. Dagegen schlug BLYTH††) eine Einteilung vor, die für Säugetiere und Vögel gelten sollte. Diese letztgenannten drei Versuche tragen einen vorwiegend topographischen Charakter: die Regionen wurden nach den wesentlichen geographisch-topographischen Zügen der Erdoberfläche begrenzt. Demgegenüber suchte ALLEN†††) das klimatologische Prinzip wieder in den Vordergrund zu drängen, indem er es aber mit dem topographischen kombinierte.

In dieser Zeit ist jedoch eine Arbeit besonders hervorzuheben,

*) WOODWARD, A manual of the Mollusca, part III, London 1856, p. 349—406.

**) London 1868, p. 50—116.

***) SCLATER, On the geographical distribution of the members of the class Aves. — Journ. Linn. Soc. London. Zool. II, 1858, p. 130 ff.

†) GÜNTHER, On the geographical distribution of Reptiles. — Proceed. Zool. Soc. London 1858, p. 373 ff.

††) BLYTH, A suggested new division of the earth into zoological regions. — Nature III, 1871, p. 427.

†††) J. A. ALLEN, On the Mammals and Winter Birds of East Florida, with an examination of certain assumed specific characters in Birds, and a sketch of the Bird-fauna of Eastern North America. — Bull. Mus. Compar. Zoolog. Cambridge II. 1871, p. 161 ff., besonders p. 380 ff.

die zwar im allgemeinen noch auf denselben Pfaden wandelt, wie SCLATER, GÜNTHER und BLYTH, die aber andererseits schon auf einige wichtige Grundsätze klar hinweist, die für die kausale Erklärung der tiergeographischen Thatsachen von höchster Wichtigkeit sind: es ist dies eine Arbeit von MURRAY.*) MURRAY sucht nach Ursachen für den jetzigen Zustand der Dinge und findet diese in der geologischen Entwicklung der Erde, in der wechselnden Verteilung von Land und Wasser, und gleichzeitig hebt er den Wert der Barrieren, der Verbreitungshemmnisse, hervor. Während gerade durch die letzteren Gesichtspunkte MURRAY zu einem wichtigen Vorläufer von WALLACE wird, hat er in einer anderen Arbeit**) über die Verbreitung der Coleopteren die rein empirische Methode allein angewandt. Die mangelnde Berücksichtigung aller verwandtschaftlichen Verhältnisse hat ihn zu einer ganz sonderbaren Einteilung geführt, die in keiner Weise wissenschaftlich begründet ist: er stellt drei „stirpes“, die indo-afrikanische, die brasilische und die mikrotypische auf, und zwar kann eine und dieselbe Coleopteren-Gruppe alle drei Gebiete bewohnen, nur sollen in dem „mikrotypischen“ kleine Formen derselben, in den anderen beiden grosse vorhanden sein!

Die Beschäftigung mit der marinen Tiergeographie, die seit DANA keinen weiteren Bearbeiter gefunden hatte als WOODWARD, SEMPER und DANA ***) selbst, wurde für die Gruppe der Echiniden wieder aufgenommen durch A. AGASSIZ †), der mit Anwendung der alten Methode, durch empirische Zusammenstellung der tiergeographischen Thatsachen und Einteilung der Erdoberfläche (soweit sie von Meer bedeckt ist) nach der Ähnlichkeit oder Unähnlichkeit der Faunen, für die Echiniden vier grosse Reiche erhielt, die, wie wir unten sehen werden, mit den durch Beachtung der physikalischen Verhältnisse gewonnenen, abgesehen von geringen Abweichungen, in auffallender Weise übereinstimmen: die Reiche von AGASSIZ lassen sich durch klimatologische und topographische Prinzipien sehr wohl charakterisieren, wenngleich der Verfasser selbst auf eine Diskussion der physikalischen Bedingungen nicht eingegangen ist. Besonders interessant ist bei A. AGASSIZ die empirische Festsetzung der Grenzen seiner Reiche (realms), und wir haben überhaupt die Arbeit über die Echiniden als den Gipfelpunkt der bisherigen tiergeographischen Forschung anzusehen, wenigstens auf dem Gebiete des marinen Litorals. AGASSIZ ist durch rein empirische Forschung zu Resultaten gelangt, die den tatsächlichen Verhältnissen in den Hauptzügen entsprechen: das subjektive Moment, das sich bei dieser Methode der Forschung leicht einschleicht, ist durch die völlige Ausnutzung der Thatsachen und besonders durch exakte systematische Vorarbeiten auf ein Minimum reduziert.

Wie durch AGASSIZ auf dem Gebiete der marinen Tiergeographie ein gewisser Abschluss erreicht wird, so geschieht dies für die fest-

*) ANDREW MURRAY, The geographical distribution of Mammals. London 1866.

**) MURRAY, On the geographical relations of the chief Coleopterous faunae. — Journ. Linn. Soc. London. Zool. XI, 1873.

***) DANA, Corals and Coral Islands. New York 1872, p. 299 ff. — In dieser Arbeit bleibt DANA völlig auf dem von ihm früher (1848) eingenommenen Standpunkt stehen.

†) A. AGASSIZ, Revision of the Echini. — Mem. Mus. Comp. Zool. Cambridge III, 1872–74, p. 205–241 pl. G.

ländische durch WALLACE*), und gleichzeitig bedeutet WALLACE den Anfang einer neuen Epoche. Der Hauptfehler bei ihm liegt in der alten Ansicht, dass er eine typische Einteilung der Erdoberfläche aufstellen will, die für alle Landtiere gelten soll, und dass er die Verhältnisse bei den Säugetieren für massgebend hält. Ein zweiter Fehler liegt darin, dass er sich von der alten Methode der Einteilung nach der Summe der Ähnlichkeiten oder Unähnlichkeiten in den Faunen nicht frei machen konnte. Ein dritter Fehler ist der, dass er das Axiom aufstellt (vol. I p. 53), dass alle Regionen möglichst positiv gleichwertig sein sollen, und dass er eine nur durch negative faunistische Charaktere bezeichnete Region nicht als vollwertig ansieht. Diese Fehler beziehen sich nur auf die Ausarbeitung der tiergeographischen Einzelheiten. Demgegenüber finden sich aber bei WALLACE eine Reihe von Gedanken, die sich auf die Ursachen beziehen, die die jetzige Verbreitung bewirkt haben, und die er zuerst eingehend behandelt und als Grundprinzipien der tiergeographischen Wissenschaft einführt. Am wichtigsten ist wohl das Hervorheben der Bedeutung der geologischen Geschichte der Erdoberfläche und die Lehre von den Verbreitungshemmnissen (limits of range) und Verbreitungsmitteln (means of dispersal). Es wurde auch von WALLACE ferner darauf hingewiesen, dass für jede Tiergruppe andere Verbreitungsmittel und -hemmnisse massgebend sind, und schliesslich betonte er die Wichtigkeit der Systematik, sowohl der recenten als auch der palaeontologischen, durch die der natürliche verwandtschaftliche Zusammenhang der verschiedenen Tierformen klargelegt und für die Erklärung der jetzigen Verbreitungsverhältnisse verwertet werden kann. Wenn auch der spezielle Ausbau der geographischen Verbreitung der Säugetiere, die WALLACE besonders im Auge hatte, noch unter den oben genannten Fehlern zu leiden hatte, so sind doch durch ihn zuerst die Hauptgesichtspunkte hervorgehoben worden, auf die die tiergeographische Forschung Rücksicht zu nehmen hat, wenn sie etwas mehr darstellen will als eine Zusammenstellung der jetzigen Verhältnisse, wenn sie eine kausale Erklärung der letzteren geben will.

Dritte Periode: von WALLACE bis HEILPRIN, TROUESART und DÖDERLEIN. Periode der Specialuntersuchungen einzelner Tiergruppen mit mehr oder minder eingehender Berücksichtigung der WALLACE'schen Prinzipien, zusammenfassende Darstellungen. — Eine Anzahl von Forschern in der auf WALLACE folgenden Zeit blieben zum Teil noch bei der alten Methode, der einfachen Wiedergabe der jetzigen Verhältnisse stehen, teils beziehen sie sich in mehr oder weniger ausgedehnter Weise auf WALLACE. In einigen Fällen haben wir selbst bedeutende Rückschritte zu verzeichnen. So gab zunächst ALLEN**) eine ausführliche Kritik von WALLACE's Ansichten und hält gegenüber den topo-

*) WALLACE, The geographical distribution of animals. London 1876. — Vgl. auch: WALLACE, Island Life. New York 1881.

**) J. A. ALLEN, The geographical distribution of the Mammalia, considered in relation to the principal ontological regions of the earth, and the laws that govern the distribution of animal life. — Bull. U. S. Geolog. Geograph. Surv. IX. 1878, p. 313—377. — Noch in allenuester Zeit findet sich bei MERRIAM (Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants. — The National Geographic Magazine. Washington vol. VI. Dec. 1894, p. 229—238) dieselbe ganz einseitige Betonung des klimatologischen Prinzips.

graphischen Regionen des letzteren an der von ihm selbst (1871) gegebenen Einteilung in klimatische Zonen fest*); diese seine Ansicht sucht er durch die Zahl der „Charakterformen“ zu begründen. Die Ansicht ALLEN's, dass: „the northern circumpolar lands may be looked upon as the base or centre from which have spread all the more recently developed forms of mammalian life“ (p. 375), dürfte wohl ganz irrtümlich sein. Als ein Rückschritt ist jedenfalls die Darstellung der geographischen Verbreitung der Tiere von POKORNY**) anzusehen, der in Bezug auf die Landtiere zwar auf WALLACE, in Bezug auf die Seetiere aber bis auf SCHMARDT zurückgeht. POKORNY betont ebenfalls wieder das klimatische Element, und sucht darin eine gleichartige Erklärung für Floren- und Faunengebiete zu finden: ganz unnötigerweise macht er auf die Differenzen in der Begrenzung von Pflanzen- und Tierregionen aufmerksam, ausgehend von dem ganz falschen Gedanken, dass die Verbreitung aller Organismen sich nach denselben Hauptzügen richten müsse. Die Ansichten über die geographische Verbreitung der Mollusken sind durch die Behandlung, die FISCHER***) giebt, nicht im geringsten gefördert worden, da sich Fischer vollständig auf den von WOODWARD (1856) eingenommenen Standpunkt stellt und als einzige Neuerung die einführt, dass er anstatt 27 terrestrische Regionen, deren 30 aufstellt!

Sehr ausgedehnte Spezialuntersuchungen über eine bestimmte Region, die antarktische, wurden von A. MILNE-EDWARDS†) angestellt, der besonders durch eine genaue empirische Angabe des Vorkommens von antarktischen Vögeln diese Provinz zu charakterisieren suchte. Der Verfasser verzichtete aber ausdrücklich darauf, auf die Ursachen der Eigentümlichkeit dieser Fauna einzugehen (1882, p. 63): „Ni les influences biologiques connues, ni la sélection naturelle opérant sur les descendants d'animaux issus d'une même souche, ne peuvent expliquer la diversité des organismes qui s'y trouvent réunis.“ Ferner behandelt PALACKY††) angeblich im Anschluss an WALLACE die Verbreitung der Vögel. Seine Arbeit beschränkt sich aber darauf, eine besondere Ansicht hinsichtlich der Zahl und der Begrenzung der Regionen und Subregionen, nach der Anzahl von „Charakterformen“, aufzustellen.

Andere Forscher, die auf WALLACE folgten, machten sich dessen Grundprinzipien zu eigen und suchten sie zum Teil weiter auszuführen für die von ihnen speziell untersuchten Tiergruppen: gewöhnlich liessen sie sich aber auch, gleich wie WALLACE selbst, einen Rückfall in die alte Methode, die Regionen empirisch und zahlenmässig bestimmen zu wollen, zu Schulden kommen. Der Hauptfortschritt in dieser Zeit (bis HEILPRIN, 1887, und TROUSSART und DÖDERLEIN, 1890), liegt darin, dass von verschiedenen Seiten mit mehr oder minder grosser Klarheit erkannt wurde, dass nicht alle Tiere sich nach ge-

*) Auf demselben Standpunkt steht ALLEN noch ganz neuerdings, vgl. seine Arbeit: The geographical origin and distribution of North American birds, considered in relation to the faunal areas of North America. — The Auk, X, No. 2, 1893, p. 121.

**) POKORNY, in: KIRCHHOFF, Unser Wissen von der Erde I. Allgemeine Erdkunde. 1886, p. 849 ff.

***) FISCHER, Manuel de Conchyliologie. Paris 1880—87, p. 117—286.

†) A. MILNE-EDWARDS, Recherches sur la faune des régions australes. — Annal. Scienc. Natur. (6) Zool. IX. 1879, XII. 1881, XIII. 1882.

††) PALACKY, Verbreitung der Vögel auf der Erde. Wien 1885.

meinsamen Gesetzen richten, sondern dass man gezwungen sei, besondere Gruppen besonders zu behandeln. Die Ansichten über die Zusammenfassung solcher Gruppen und über die Prinzipien, nach denen sie einzuteilen seien, gehen aber, wie wir sehen werden, bei den einzelnen Autoren noch sehr auseinander. Die Hauptveranlassung, durch die man auf diesen Gedanken gebracht wurde, war die, dass man durch die moderne Tiefseeforschung die auffälligen Verschiedenheiten der Verbreitung der Tiefseetiere und der Bewohner des Litorals kennen lernte.

Eine äusserst wichtige Arbeit ist ein von GÜNTHER*) verfasstes Werk über die Fische, das unter anderem auch deren Verbreitung behandelt. Verfasser unterscheidet darin drei Gruppen: die Süsswasser-, Brackwasser- und marinen Fische, und innerhalb der letzteren Gruppe wieder drei „categories“ (p. 255), die Küsten-, pelagischen und Tiefseefische. Leider ist diese Einteilung nicht sorgfältig in allen Teilen durchgeführt, die einzelnen Bezirke werden (mit Ausnahme der Tiefsee auf p. 297) nicht gut definiert, und eine geographische Einteilung wird nur für die Süsswasser- und die litoralen Fische gegeben. Besonders wertvoll ist aber die erstere, die nach klimatischen und topographischen Prinzipien sehr sorgfältig durchgeführt ist und eine sehr genaue Besprechung der aufgestellten Regionen (p. 217—218), mit scharfer Angabe der Grenzen enthält: die Einteilung in drei klimatische Zonen, die in eine Anzahl topographischer Regionen zerfallen, ist durch eine glückliche Kombination von Theorie und Erfahrung erhalten. Sehr interessant ist ferner das Eingehen auf Entwicklungsvorgänge und Verfasser stellte für die Besiedelung der einzelnen Regionen (p. 213—214) drei Haupttypen auf: „ancient types“, „autochthont species“ und „immigrants from some other region“, die für die Auffassung der Entstehung der Bevölkerung der einzelnen Regionen von grosser Wichtigkeit sind. Die Behandlung der marinen Fische steht hinter der der Süsswasserfische weit zurück. Nur für die Küstenfische wird eine Einteilung in Regionen gegeben: GÜNTHER unterscheidet fünf klimatische Zonen, die wieder in Distrikte geteilt werden. Diese letzteren sind nicht gut begrenzt, und die physikalischen Ursachen ihrer Begrenzung werden nicht angegeben, so dass diese Einteilung wieder einen allzu subjektiven Charakter zeigt. Die GÜNTHER'sche Arbeit ist besonders wichtig durch das strenge Auseinanderhalten von gewissen Gruppen, die besonderen Verbreitungsgesetzen unterliegen und gesondert voneinander abgehandelt werden müssen (p. 205). Die Ursachen für die Trennung dieser Gruppen sind aber noch nicht richtig erkannt, sondern die letzteren sind nur empirisch gefunden.

Von anderen Spezialarbeitern ist JORDAN**) zu nennen, der die Verbreitung der Binnenconchylien untersuchte, allerdings nur für einen Teil der Erdoberfläche, aber doch mit Beziehungen zur Gesamtheit. JORDAN hat sich die WALLACE'schen Prinzipien ganz angeeignet und hebt besonders die Verbreitungsrichtung, die Herkunft und die der Verbreitung sich entgegensetzenden Hindernisse hervor. Allge-

*) GÜNTHER, An introduction to the study of Fishes. Edinburgh 1880, p. 202—311.

**) JORDAN, Die Binnenmollusken der nördlich gemässigten Länder von Europa und Asien und der arktischen Länder. — Nov. Act. Acad. Caes. Leop. Carol. t. 45, 4, 1883, p. 254 ff.

meine neue Gesichtspunkte werden nicht aufgestellt, und die ganze Anlage des Werkes bringt es mit sich, dass sich der Verfasser mehr bei Einzelheiten aufhält, eine weitgehende Einteilung in kleine geographische Bezirke vornimmt und den Blick für die Allgemeinheit verliert. Auch er kann sich nicht von dem Gedanken frei machen, die Grenzen und den Wert gewisser Regionen nach Charakterformen und deren Zahl bestimmen zu wollen.

Ganz ähnliche Tendenzen, wie die letztere, findet man auch bei BRAUER*), der ausserdem den Gedanken, dass nur Landsäugetiere bei der Begrenzung eines Gebietes in Betracht kommen können, geradezu als Axiom hinstellt (p. 190). Die sehr schönen Einzelausführungen BRAUER'S (p. 256—271) über die Abhängigkeit der arktischen Tiere voneinander und von den äusseren Bedingungen, über die Art und Weise ihrer Einwanderung und Verbreitung im arktischen Gebiete, sind in ihrer Art musterhaft, werden aber dadurch beeinträchtigt, dass Verfasser von der vorgefassten Absicht ausgeht, die arktische Subregion begrenzen und definieren zu wollen. Die Grenzen, die er mit grosser Mühe herauskonstruiert, sind ganz willkürlich von einem Tier (Renntier) genommen und mit willkürlichen Modifikationen in die Karte eingetragen. Die von ihm ebenfalls besprochene Baumgrenze hätte ihn auf den richtigen Gedanken bringen können, dass die „arktische Subregion“ nur eine facielle Differenzierung der paläarktischen und nearktischen Region ist. — Auch REICHENOW**) kann sich von dem Gedanken nicht losmachen, dass man nach einer für alle Tiere gemeinsamen Einteilung in zoogeographische Regionen suchen müsse, und dass dafür für jede einzelne Gruppe Spezialuntersuchungen vorliegen müssten, die dann zu kombinieren wären. Er will den Wert gewisser Regionen nach dem Ursprung ihrer Bevölkerung bestimmen und unterscheidet für die nördlichen gemässigten Gegenden vier Kategorien von Tieren: Kosmopoliten, arktische Relikte aus der Eiszeit, endemische Formen (aus arktischen entwickelt) und tropische Einwanderer. Diese Einteilung, der ein sehr wichtiger Gedanke zu Grunde liegt, ist aber zu einseitig nur für ein bestimmtes Gebiet und eine bestimmte Zeit angewendet, und stösst in dieser Form bei ihrer Übertragung auf andere Gebiete und Zeiten auf Schwierigkeiten.

Die systematische Bearbeitung der grössten modernen marinen Expedition, der des Challenger, veranlasste eine Reihe von Versuchen, die geographische Verbreitung der Meerestiere genauer zu untersuchen, und es wurde dabei hauptsächlich der Unterschied zwischen den abyssalen und litoralen Formen festgestellt. Zunächst stellte HOYLE***) für die litoralen Cephalopoden einerseits und für die pelagischen und abyssalen („oceanic species“) anderseits besondere Regionen auf. Die litoralen Regionen sind empirisch und schliessen sich wesentlich an FISCHER'S malakozoische an, die oceanischen Regionen sind rein äusserlich geographisch, ohne jede innere Begründung. MIERS†) stellte für die Brachyuren-Krebse vier grosse Regionen auf, die sich offenbar an die von A. AGASSIZ für die Echiniden aufgestellten

*) A. BRAUER, Die arktische Subregion. — Zoolog. Jahrb. Abteil. f. System. III. 2. 1888.

**) REICHENOW, Die Begrenzung zoogeographischer Regionen vom ornithologischen Standpunkt aus. — Zoolog. Jahrb. Abt. f. Syst. III. 5. 1888.

***) HOYLE, Challenger Rep. Zool. XVI. Cephalopoda. 1886, p. 210 ff.

†) MIERS, Challenger Rep. Zool. XVII. Brachyura. 1886, p. XVII.

anschlüssen. HENDERSON*) kombinierte für die Anomuren die Regionen HOYLE's mit denen von MIERS. SLADEN**) teilt die Verbreitung der Asteroiden einfach geographisch ein. QUELCH***) teilt ebenfalls rein empirisch das von den Riffrallen eingenommene Areal in ein pacifisches und atlantisches ein; von dem ersteren trennt er die Fauna der Sandwich-Inseln und der Westküste Amerikas ab: aber auf die Ursachen dieser richtig erkannten Verbreitungseigentümlichkeiten geht er nicht ein. Nur THÉEL†) geht einen Schritt weiter, indem er für gewisse eigentümliche Erscheinungen in der Verbreitung der Holothurien nach Erklärungsgründen sucht (p. 259—262). Besonders die nahe verwandten arktischen und antarktischen, die circumpolaren und circumtropischen Arten regen ihn zu diesen Untersuchungen an, jedoch sind seine Erklärungsversuche wohl als missglückt anzusehen.

Die gleiche Tiergruppe, wie THÉEL, hatte LAMPERT††) kurz zuvor behandelt, doch stand er völlig noch auf dem Standpunkte, auf rein empirischem Wege eine Einteilung in Regionen suchen zu wollen, ohne auf die physikalischen Bedingungen Rücksicht zu nehmen. Seine Einteilung der Verbreitung der Holothurien in 13 faunistische Bezirke schliesst sich einigermaßen an die von A. AGASSIZ gegebene Einteilung der Echinidenverbreitung an.

Alle diese Arbeiten (von GÜNTHER bis zu den Challenger-Werken) beschränken sich auf enger umgrenzte Tiergruppen. Im Jahre 1887 erschien jedoch eine sehr wichtige Publikation von HEILPRIN†††), die das ganze Tierreich umfasst und eine zusammenhängende Darstellung unserer Kenntnis in der geographischen Verbreitung der Tiere giebt. HEILPRIN stellt sich auf den Boden der von WALLACE angegebenen Prinzipien und berücksichtigt ganz wesentlich die geologische Verbreitung der Tiere, soweit sie bis jetzt verwertbar ist, was in erster Linie für die terrestrischen Säugetiere gilt. Die geographische Einteilung der terrestrischen Reiche schliesst sich im wesentlichen an WALLACE an, jedoch mit einigen Modifikationen, die sich nur auf eine andere subjektive Auffassung der gegenwärtigen Verhältnisse stützen. Sehr wichtig ist die von HEILPRIN gegebene Darstellung des marinen Lebens, besonders die Charakterisierung der drei marinen Faunen (p. 119—126): der Tiefsee-, pelagischen und der litoralen Fauna, sowie das Eingehen auf die Verschiedenheiten der geographischen Verbreitung in früheren Zeiten (p. 214 ff.). NEUMAYR*†) hatte den Nachweis zu führen gesucht, dass schon zur Jurazeit klimatische Zonen auf der Erde existiert haben, eine Auffassung, die sowohl für den Palaeontologen als auch für den Tiergeographen von höchster Wichtigkeit ist: demgegenüber begründet HEILPRIN die Ansicht, dass Klimazonen sich erst im Tertiär entwickelten, eine Ansicht, die mit der der neueren Arbeiten über diesen Punkt übereinstimmt.

Der wesentlichste Punkt in HEILPRIN's Arbeit, der für die moderne

*) HENDERSON, Challenger Rep. Zool. XXVII. Anomura. 1888.

**) SLADEN, Challenger Rep. Zool. XXX. Asteroidea. 1889.

***) QUELCH, Challenger Rep. Zool. XVI. Reef Corals. 1886, p. 34.

†) THÉEL, Challenger Rep. Zool. XIV. Holothurioida. 1886, p. 245 ff.

††) LAMPERT, Die Seewalzen, in: SEMPER, Reis. Archip. Philippinen. II. 4, 1885, p. 256—287.

†††) HEILPRIN, The geographical and geological distribution of animals. — The international scientific series vol. LVII. New York 1887.

*†) NEUMAYR, Erdgeschichte II. 1887.

Tiergeographie von Wichtigkeit ist, ist der, dass er zum ersten Male eine zusammenfassende Darstellung der geographischen Zoologie zu geben suchte und hierbei den einzig richtigen Weg einschlug, jede Tierklasse besonders zu behandeln. Ein fernerer Verdienst ist es, dass er zum ersten Male die drei marinen Tierkategorien gut und scharf definierte. Viele der speziellen Ausführungen HEILPRIN'S, besonders bei den niederen Tieren, sind noch sehr lückenhaft, was sich aber leicht aus unserer mangelnden Kenntnis derselben erklärt: aus diesem Grunde aber ist der Versuch, eine allgemeine Tiergeographie schreiben zu wollen, als verfrüht zu bezeichnen.

Ein späteres Werk, das ungefähr dieselben Ziele verfolgt, wie das eben besprochene, ist eine Tiergeographie von TROUESSART*), die aber in Bezug auf ihren wissenschaftlichen Wert weit hinter HEILPRIN'S Versuch zurückbleibt. TROUESSART geht zwar ebenfalls in der Weise vor, dass er die verschiedenen Tiergruppen besonders behandelt und dass er besondere Kategorien von Tieren ausfindig zu machen sucht, die unter gleichen Verbreitungsbedingungen stehen. Dieser wichtige Grundgedanke ist aber in der Ausführung völlig verunglückt, da Verfasser vier Gruppen annimmt, terrestrische, Süßwasser-, Luft- und marine Tiere, eine Einteilung, die wesentlich auf den „moyens de locomotion“ und dem „habitat“ beruhen soll (p. 152), und deren innere logische Widersprüche und Unvollkommenheiten auf der Hand liegen. In Bezug auf die Landtiere nimmt er im wesentlichen WALLACE'S Regionen an, jedoch ohne es sich versagen zu können, einige Modifikationen nach seiner subjektiven Meinung anzubringen. Für die übrigen Tiergruppen giebt er, nach dem Muster von ALLEN (1878), eigentümliche Schemata der Verbreitung, die meist recht unverständlich sind. Die marinen Tiere kommen sehr kurz weg und die sehr wichtigen Lebensbezirke des offenen Oceans und der Tiefsee werden gewissermaßen als Anhang (p. 300—308) angeführt, an die sich dann die Faunen der hohen Berge, die lacustren Faunen und die Höhlenfaunen in ganz unlogischer Weise anschliessen.

Als Schluss dieser Periode, die sich teilweise als die der Spezialuntersuchungen im Sinne der DARWIN'Schen Theorie mit Zugrundelegung der WALLACE'Schen Prinzipien bezeichnen lässt, ist eine Arbeit von DÖDERLEIN**) anzusehen, insofern durch dieselbe zum ersten Male eine bestimmte Tiergruppe (Mammalia) in mustergültiger Weise abgehandelt wurde, und zwar ganz besonders mit Rücksicht auf die Entwicklung der jetzigen Verbreitung aus den früheren Zuständen. DÖDERLEIN geht zwar wesentlich nur auf die palaeontologischen und zoologischen empirischen Thatsachen zurück, ohne auf die kausale Begründung durch physikalische Momente einzugehen, er stellt aber diese Thatsachen an der Hand der Verwandtschaftsverhältnisse und der phylogenetischen Entwicklung in einer Weise zusammen, die unsere Kenntnis der geographischen Verbreitung der Mammalia und ihrer Entwicklung zu einer Vollkommenheit gebracht hat, wie sie in keiner anderen Tiergruppe vorliegt. In dem Nachweis der geologischen Entwicklung der jetzigen Verbreitungsverhältnisse liegt der Schwerpunkt der DÖDERLEIN'Schen Arbeit, und wenn die von ihm gegebene Einteil-

*) TROUESSART, La géographie zoologique. Paris 1890.

**) DÖDERLEIN, Geologische Verbreitung der Mammalia, in: STEINMANN und DÖDERLEIN, Elemente der Palaeontologie. 1890, p. 814 ff.

lung in geographische Regionen (p. 815) von der WALLACE'schen ziemlich wesentlich abweicht, so ist diese Abweichung sehr wohl begründet und nicht nur auf das Belieben des Verfassers zurückzuführen.

Tiergeographische Versuche der neuesten Zeit (nach 1890). — Der allerneuesten Zeit gehören die ersten Versuche über die geographische Verbreitung pelagischer Tiere an, die in den bisher erschienenen Bearbeitungen des Materials der deutschen Plankton-Expedition enthalten sind.*) Diese Arbeiten sind aber noch wesentlich empirisch und sollen nur das Material zu einer späteren allgemeinen Darstellung des pelagischen Lebens liefern: es ist zu hoffen, dass unsere bislang so unvollständige Kenntnis des Lebens auf hoher See durch diese noch zu erwartenden Beiträge wesentlich gefördert wird.

Noch eine ganz neuerdings erschienene Spezialarbeit will ich hier erwähnen. A. MILNE-EDWARDS und BOUVIER**) behandeln die geographische Verbreitung der Decapodengruppe der „Galathéides“ (sic!), begehen aber den Fehler, dass sie die abyssalen und litoralen Vertreter nicht genügend trennen und nur die ersteren eingehender berücksichtigen, während die litoralen in ihren Verbreitungsverschiedenheiten nicht untersucht werden.

Wenngleich auch durch WALLACE und seine Nachfolger die Grundlagen festgestellt waren, nach denen die geographische Verbreitung der Tiere zu untersuchen ist, und besonders der Punkt hervorgehoben wurde, dass eine kausale Erklärung der jetzigen Verhältnisse nur an der Hand der Erdgeschichte möglich ist, so wurde doch die Entwicklung der jetzigen tiergeographischen Verhältnisse aus den früheren

*) Siehe die bisher publizierten Teile der: Ergebnisse der Deutschen Plankton-Expedition, und ferner besonders auch: DAHL, über die horizontale und vertikale Verbreitung der Copepoden im Ocean. — Verhandl. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1894, p. 61—80.

**) A. MILNE-EDWARDS et BOUVIER, Considerations générales sur la famille des Galathéides. — Annal. Scienc. Natur. (7) Zool. XVI, 1894, p. 314—327. — Ich erwähne diese Arbeit, die sonst für allgemeine tiergeographische Fragen kaum etwas Neues enthält, besonders deshalb, weil in ihr einige Sachen vorkommen, die gewöhnlich in wissenschaftlichen Arbeiten nicht zulässig sind. Zum Beispiel geben die Verfasser, gestützt auf ihre eigenen Untersuchungen der vergleichenden Systematik, Schemata für die Verwandtschaftsverhältnisse dieser Tiergruppe: sie scheinen vergessen zu haben, dass ich zwei Jahre vorher (Zoolog. Jahrb. Abteil. f. Syst. VI, 1892, p. 244—258) ganz dasselbe Thema behandelte und ebenfalls ein Schema gab, das mit den von den Verfassern gegebenen (p. 243 und 311) ganz auffallende Übereinstimmungen zeigt. Wenn es auch für mich nur erfreulich sein kann, dass meine Resultate von anderer Seite bestätigt und erweitert werden, so ist es doch in der wissenschaftlichen Welt Gebrauch, dass man litterarische Vorgänger wenigstens citiert. Jedenfalls aber hätte die Berücksichtigung der von mir beschriebenen japanischen Formen der Gattungen *Uroptychus*, *Munidopsis* und *Galacantha* für die bathymetrische Tabelle der Verfasser (p. 316) manche Änderung ergeben, und andererseits dürfte es sich wohl empfehlen, meine a. a. O. vertretene Auffassung der *Galatheidea* als einer höheren systematischen Gruppe, die in Familien einzuteilen ist, zu adoptieren. Ausserdem ist es unstatthaft, dass die Verfasser wohlbegründete Änderungen der Nomenclatur, wie z. B. die von HENDERSON vorgeschlagene des Gattungsnamens *Diptychus* (als nomen praeoccupatum) in *Uroptychus*, gänzlich ausser Acht lassen. Von einer systematischen Revision, und eine solche soll die genannte Arbeit sein, muss man unter allen Umständen die Berücksichtigung derartiger Kleinigkeiten fordern, andernfalls ist sie als nicht auf der Höhe der Wissenschaft stehend zu bezeichnen.

Zuständen und die Art und Weise der Wirkung der dabei in Frage kommenden physikalischen Agentien nicht näher untersucht. Besonders in Bezug auf die marine Tiergeographie, die seit A. AGASSIZ keine weitere Ausbildung erfahren hat, tritt dieser Mangel fühlbar hervor. Diesem Übelstande sucht PFEFFER *) abzuhelpen in einer kleinen Schrift, die im allgemeinen auf die Ursachen der Entstehung tiergeographischer Regionen eingeht und die gewonnenen Grundlagen speziell auf die marine Tiergeographie anwendet. Die von PFEFFER entwickelten Gedanken sind vielleicht das Beste, was jemals auf tiergeographischem Gebiete geleistet wurde: leider wird der Wert seiner Ausführungen wesentlich beeinflusst durch eine unzutreffende Voraussetzung in Bezug auf den Vergleich der arktischen und antarktischen Gebiete. Ich habe schon früher **) die offenbar irrtümliche Ansicht PFEFFER's von einer auffallenden Übereinstimmung der Faunen dieser Gebiete beleuchtet und werde auch im folgenden darauf zurückkommen müssen. Was die übrigen Gedanken PFEFFER's anbetrifft, besonders die Unterscheidung der klimatischen und topographischen Elemente in ihrer Wirkung auf die Tierverbreitung, so sind dieselben für die wissenschaftliche Tiergeographie von grösster Wichtigkeit, und ich werde in den folgenden Kapiteln vielfach mich auf dieselben zu beziehen haben.

Zum Schluss muss ich noch ein neuerdings erschienenenes Werk von WALTHER ***) erwähnen, welches in seiner speziellen Ausführung fast überall allgemeine tiergeographische Fragen berührt und in gewissen Beziehungen unsere Ansichten über die marine Tiergeographie nicht unwesentlich gefördert hat, wenn auch die Einzelheiten noch manches zu wünschen übrig lassen. Ich werde im folgenden verschiedentlich Gelegenheit nehmen, auf diese Arbeit näher einzugehen und einige Stellen, die in tiergeographischer Hinsicht besonders zu beachten sind, einer eingehenden Kritik unterwerfen, so dass ich an dieser Stelle nicht näher auf das Werk einzugehen brauche, das in seiner Gesamtanlage weit über die Grenzen hinausgreift, die ich mir für meine hier gegebenen Untersuchungen gesteckt habe.

*) PFEFFER, Versuch über die erdgeschichtliche Entwicklung der jetzigen Verbreitungsverhältnisse unserer Tierwelt. Hamburg 1891.

**) ORTMANN, Crustaceen, in: SEMON, Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. — Jenaische Denkschriften VIII, 1894, p. 76 f.

***) J. WALTHER, Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. 1. Teil. Bionomie des Meeres. Jena 1893. — Diesem ersten Teil sind zwei weitere gefolgt. Der eine, „Lebensweise der Meerestiere“, ist bereits von DÖDERLEIN (Zoolog. Centralblatt I. No. 7, 1894, p. 264—266) besprochen worden; ich werde besonders auf eine Stelle, die zu dem im 6. Kapitel behandelten Stoff in naher Beziehung steht, näher eingehen müssen. Der dritte Teil, „Lithogenesis der Gegenwart“, enthält eine fast durchweg neue Zusammenstellung von Thatsachen, die sich auf die recenten Faciesgebilde beziehen, steht aber sonst den hier behandelten Fragen ferner.

Kapitel II.

Die wichtigsten physikalischen Lebensbedingungen. Lebensbezirke und Facies. („Bionomie“.)

Entwicklung des Begriffes der Lebensbezirke. — Schon einige der ältesten Bearbeiter der Tiergeographie erkannten, dass die Gesamtheit der Tierwelt verschiedenen physikalischen Existenzbedingungen unterworfen ist und dass gewisse Teile der Erdoberfläche fundamentale Unterschiede dieser Bedingungen aufweisen. Eine klare Auffassung und folgerichtige, vollständige Durchführung dieses Prinzips finden wir aber bei keinem einzigen Autor. Die am meisten in die Augen springenden Unterschiede, nämlich die von Festland und Meer, wurden schon von SCHMARDT*) in der Weise verwertet, dass er festländische und oceanische tiergeographische Reiche aufstellte, ohne sich aber über das Prinzip dieser Einteilung klar zu werden. Wie sich der allgemeine Gedanke, dass verschiedene Tiergruppen verschiedenen Verbreitungsgesetzen unterliegen, erst in verhältnismässig später Zeit entwickelte, so sehen wir auch, dass sich bis in die neuere Zeit hinein keinem Forscher die Überzeugung der Notwendigkeit aufdrängte, die verschiedenen Tiergruppen in bestimmte Kategorien zu gruppieren, die unter gleichen Lebensbedingungen stehen: man begnügte sich mit der ganz rohen, schon von SCHMARDT gemachten Gruppierung.**). Der erste, der fühlte, dass nach den empirischen Grundlagen eine grössere Anzahl solcher Kategorien zu unterscheiden sei, ohne jedoch seinerseits diesen Gedanken in eine

*) Auch L. AGASSIZ behandelt schon die „faunes maritimes“ besonders. Siehe: Notice sur la géographie des animaux. — Extrait de la revue suisse. Aout 1845, p. 23 ff.

**) ANSTEDT, Physical Geography (American edition) Philadelphia 1867, p. 356, unterscheidet drei Gruppen: „The animal kingdom is distributed, partly in the water, partly on the surface of earth, and partly in the air. In illustrating their distribution, it is convenient to consider the inhabitants of these different parts of the earth separately.“ — Er begnügt sich aber mit dieser kurzen Andeutung.

logisch klare Form zu fassen, war GÜNTHER*), der fünf Gruppen von Fischen unterschied: Süßwasserfische, Brackwasserfische, Küstenfische, Oceanfische und Tiefseefische. GÜNTHER erkannte, dass die Wirkung der Verbreitungsursachen bei jeder dieser Gruppen verschieden ist und dass deshalb dieselben getrennt voneinander behandelt werden müssen. Er giebt sich aber keine Rechenschaft darüber, welches die Hauptmomente sind, die seine Einteilung begründen, und leitet diese Kategorien, von denen eine (Brackwasser) einen sehr zweifelhaften Wert hat, nur empirisch ab. Nur für die Tiefsee giebt er (p. 297) einige scharfe Charaktere an, nämlich: 1. absence of sunlight, 2. depression and equality of the temperature, 3. the increased pressure by the water, 4. with the sunlight, vegetable life ceases, 5. the perfect quiet of the water.

Etwas klarer unterscheidet MOSELEY**) drei Gruppen mariner Tiere nach den von ihnen bewohnten Regionen („according to the regions inhabited“), nämlich eine litorale, eine Tiefsee- und eine pelagische Fauna. Jede dieser Regionen zeigt besondere Lebensbedingungen („certain marked peculiarities of conditions of existence“), und damit spricht MOSELEY es zuerst aus, dass die Unterschiede der allgemeinen Lebensbedingungen diese „Regionen“ unterscheiden. Aber auch er giebt nur für die Tiefsee scharfe Charaktere an („devoid of sunlight and therefore of plant life. It is dark, cold, and monotonous“). Für das Litoral giebt er gar keine Charaktere, für den offenen Ocean nur: „the ocean surface can support only a peculiar fauna of animals adapted for floating or constant swimming“. Erst HEILPRIN***) behandelt die drei marinen Lebensbezirke gleichmässig und giebt eine ins Einzelne gehende, gute und korrekte Schilderung eines jeden.

Wir sehen also, dass die Notwendigkeit der Trennung bestimmter Kategorien besonders bei marinen Tieren empfunden wurde, dass aber dieser Gedanke noch an einer gewissen Unbestimmtheit litt, die zum Teil sogar zu ganz eigentümlichen Einteilungen Veranlassung gab, wie wir sie z. B. bei HOYLE†) finden, der zwar pelagische, abyssale und litorale Cephalopoden unterscheidet, aber ohne jede Motivierung die pelagischen und abyssalen zusammenfasst und sie als oceanische Tiere den litoralen gegenüberstellt. In anderer Weise teilt A. AGASSIZ††) ein, nämlich in eine litorale Zone (0—150 fath.), eine kontinentale Zone (150—500 fath.) und eine abyssale Zone (über 500 fath.), und SLADEN†††) (nebst anderen) folgt dieser Einteilung, deren logische Begründung durchaus nicht einzusehen ist.

Die merkwürdigste Einteilung hat offenbar TROUESSART*†) geliefert, der dieselbe auf alle Tiere auszudehnen sucht und nach den „Lokomotionsweisen“ (moyens de locomotion) und dem „habitat“ folgendermassen einteilt: „1. animaux terrestres, 2. animaux d'eau douce, 3. animaux aériens, 4. animaux marins“. Er nennt diese Gruppen „types du règne animal“ und behandelt jeden Typus besonders. Ein logisch

*) GÜNTHER, An introduction to the study of Fishes 1880, p. 202 und 255.

**) MOSELEY, The fauna of the sea-shore. — Nature XXXII, 1855, p. 417.

***) HEILPRIN, The geographical and geological distribution of animals. 1887, p. 119—126.

†) HOYLE, Challenger Rep. XVI, 1886.

††) A. AGASSIZ, Challenger Rep. Zool. III. Echinoidea 1881, p. 222.

†††) SLADEN, Challenger Rep. XXX. 1889, p. 687 ff.

*†) TROUESSART, La géographie zoologique 1890, p. 152.

durchgeführter Gedanke liegt dieser Einteilung nicht zu Grunde, und eine Folge davon ist es, dass TROUESSART die von früheren Autoren empirisch richtig erkannten, sehr differenten marinen Kategorien nicht unterbringen konnte und sie zusammen mit den Gebirgsfaunen, den lacustren und Höhlenfaunen, mit denen er sonst auch nichts anzufangen wusste, in seinen Ausführungen hintennachhinken lässt.

Es ist vielleicht das grösste Verdienst des von WALTHER*) verfassten Werkes, dass das Wort „Lebensbezirke“ eingeführt wird, da durch die Fassung eines Gedankens in ein Wort am besten auf dessen Bedeutung hingewiesen wird: trotzdem dürfte aber die von WALTHER versuchte Entwicklung dieses Begriffes (p. 10—15) nicht allseitig befriedigen. Jedenfalls lässt sich die auf p. 13 gegebene Definition nicht ohne weiteres verstehen, welche lautet: „wenn wir von den geographischen Verhältnissen der Meeresräume als geometrisch umgrenzter Gebiete absehen und die verschiedenen Typen bionomischer Beziehungen zur Grundlage einer Klassifikation machen, so können wir sechs verschiedene Lebensbezirke unterscheiden“. Der Ausdruck „Typen bionomischer Beziehungen“, der das Kriterium für die Unterscheidung der Lebensbezirke abgeben soll, ist jedoch von WALTHER nicht näher erläutert worden, und es scheint, als ob der Verfasser selbst diesen Gedanken nicht ganz scharf gefasst hat, wie aus den folgenden Ausführungen hervorgeht, die die Lebensbezirke im einzelnen behandeln: auf p. 14 u. 15 (l. c.) giebt er für jeden seiner sechs Lebensbezirke eine kurze Charakterisierung, in welcher aber unterscheidende Merkmale**) nicht besonders hervorgehoben werden. Diese sechs Lebensbezirke lassen sich dann auch bei näherer Prüfung wohl kaum rechtfertigen, sondern müssen, wie ich weiter unten nachweisen werde, auf eine geringere Zahl reduziert werden. Auf die Schwierigkeiten, auf die wir bei der Annahme von WALTHER's beiden ersten Lebensbezirken, des Litorals und der Flachsee, stossen, habe ich schon an anderer Stelle***) aufmerksam gemacht. Als dritten Lebensbezirk nennt WALTHER den der Ästuarien, die er auffallenderweise mit den Relikten- und Binnenseen, „sofern sie von marinen Organismen bewohnt werden“, zusammenstellt. Abgesehen davon, dass die Unterschiede der Ästuarien vom Litoral offenbar nur faciemer Natur sind, dürften wohl die Organismen der Binnenseen und der sogenannten Reliktenseen†) nicht mehr zu den „marinen“ zu rechnen sein. Der vierte und fünfte Lebensbezirk bei WALTHER ist der offene Ocean und die Tiefsee, den letzten bilden die „Archipele“, die „eine seltsame Verbindung von Land und Meer, von Litoral und Flachsee, von offenem Meer und Tiefsee“ genannt werden, und von denen ferner gesagt wird: „nahe aneinander gerückt sind die mannigfachen Existenzbedingungen der Flachsee

*) WALTHER, Bionomie des Meeres. 1893.

**) Solche unterscheidende Charaktere finden sich nur auf p. 120 (l. c.) übersichtlich zusammengestellt, wo aber nur Tiefsee und Flachsee verglichen werden.

***) Jenaische Denkschriften VIII. 1894, p. 5, Anmerkung.

†) Über den Begriff „Reliktensee“ und dessen Beziehung zu „Reliktenfauna“ herrschen in geographischen Kreisen offenbar recht verkehrte Vorstellungen: ein nach geographischen Begriffen als Reliktensee zu bezeichnendes Wasserbecken braucht durchaus keine Reliktenfauna zu enthalten!

mit der Eintönigkeit der Tiefsee“. Diese Charakterisierung passt aber für jede Steilküste mit schroffem Abfall zur Tiefsee und es dürfte diese blossе Annäherung der verschiedenen Lebensbezirke, ihre Zusammendrängung auf einen verhältnismässig kleinen Raum, wohl kaum genügen, um die Archipele als selbständigen Lebensbezirk abzutrennen.

Suchen wir nach einer scharfen Definition des Begriffes der Lebensbezirke, so finden wir zunächst bei MOSELEY (l. c.) die Angabe, dass gewisse Eigentümlichkeiten der Lebensbedingungen (*peculiarities of conditions of existence*) dieselben unterscheiden. Es sind wesentlich die drei Grundbedingungen für die Erhaltung des organischen Lebens, die nach ihrer verschiedenen Form diese Verschiedenheiten hervorbringen. Die erste Grundbedingung für die Erhaltung organischen Lebens überhaupt, ist das Vorhandensein von Licht, das die Möglichkeit der Assimilation giebt, d. h. der Überführung anorganischer in organische Verbindungen. Dasselbe bedingt zunächst die Existenz pflanzlichen Lebens, während bei mangelndem Licht nur tierisches Leben möglich ist. Als weitere Grundbedingungen kommen die beiden Hauptfunktionen des tierischen Lebens in Betracht: Gaswechsel oder Atmung in zwei grundverschiedenen Formen, Wasser- oder Luftatmung, bedingt durch die Verschiedenheit des Mediums, in dem die Organismen leben, und andererseits die Ernährungsweise, deren fundamentale Unterschiede durch die Mittel bedingt sind, deren sich der tierische Organismus zum Aufsuchen der Nahrung bedient, nämlich durch die Verschiedenheiten der Lokomotionsweisen, die in engstem Zusammenhang mit der Abhängigkeit vom Substrat stehen. Licht, Medium*) und Substrat sind die Grundlagen, nach denen sich die allgemeinen Existenzbedingungen verschieden gestalten, und diese drei Grundprinzipien bilden in ihren verschiedenen Kombinationen die verschiedenen Lebensbezirke, d. h. Bezirke gleicher primitiver Existenzbedingungen.**)

Nach den verschiedenen Erscheinungsformen dieser Grundbedingungen des Lebens können wir zunächst einen erleuchteten und einen nicht erleuchteten Bezirk unterscheiden: im ersteren ist pflanzliches, assimilierendes Leben vorhanden, im letzteren fehlt dieses.

*) „Medium“ wird von WALTHER (l. c. p. 191) in einem ganz eigentümlichen Sinne (Summe der Existenzbedingungen) gebraucht. Es dürfte sich wohl kaum empfehlen, den Sinn dieses allbekannten Wortes in dieser Weise zu ändern.

**) WALTHER spricht (l. c. p. 3—9) von den Grundbedingungen des organischen Lebens, allerdings in etwas anderem Sinne, aber ich möchte doch hier die Gelegenheit benutzen, mein Bedenken gegen die von ihm gewählte Zusammenstellung zu äussern. Er führt nämlich sechs Grundbedingungen auf: flüssiges Wasser, Licht, Kohlensäure, Chlorophyll, Sauerstoff und eine bestimmte Temperaturhöhe (letztere Bedingung dürfte wohl in dem Ausdruck flüssiges Wasser schon enthalten sein). Das Vorhandensein von Nährsalzen schliesst er von den notwendigen Bedingungen aus mit der Motivierung (p. 9): „weil solche mit dem Problem der Assimilation aufs Engste zusammenhängen und in der Erde wie im Wasser allgemein verbreitet sind.“ Dieser Grund erscheint mir aber unzureichend, da doch sicher Wasser, Kohlensäure und Sauerstoff in gleicher Weise allgemein verbreitet sind und ebenfalls mit dem Problem der Assimilation zusammenhängen. Das Chlorophyll, als organisches Produkt, ist wohl besser aus den Grundbedingungen des organischen Lebens auszuschliessen.

Die unter dem Einfluss des Sonnenlichtes stehenden Teile der Erdoberfläche zerfallen nach dem Medium, in dem die Tiere leben, in zwei Bezirke; in dem einen, dem festländischen oder terrestrischen, bildet die Luft das Medium, in dem anderen, den man als aquatischen bezeichnen kann (von dem man aber die nicht erleuchteten Teile der Meere abrechnen muss), das Wasser: an sie sind ganz allgemein die luftatmenden Tiere einerseits, und die wasseratmenden andererseits angepasst. Die letzteren trennen sich nach ihrem Verhältnis zum Substrat in zwei grosse Gruppen: die einen sind an das Substrat mehr oder weniger gebunden und bewohnen den litoralen Bezirk, die anderen sind unabhängig von einem Substrat und schwimmen oder flottieren frei in ihrem Medium: sie bewohnen den pelagischen Bezirk. Der zweite der Hauptbezirke, der lichtlose, wird gebildet von den Teilen der Océane, die dem Einfluss des Lichtes infolge ihrer bedeutenden Tiefe entrückt sind*); diese begreifen den abyssalen Lebensbezirk. Nach dem verschiedenen Charakter des Mediums des Wassers, ob Süss- oder Salzwasser, kann man von dem litoralen Lebensbezirk einen weiteren abtrennen, der sich als Bezirk des Süsswassers bezeichnen lässt und nach seinen unterscheidenden Merkmalen einen Bezirk niederer Ordnung bildet, aber durch sekundäre Merkmale, besonders durch sein Eindringen in das Gebiet des terrestrischen, eine eigentümliche Sonderstellung erlangt hat, so dass man ihn wohl für praktische Zwecke den übrigen Lebensbezirken koordinieren kann. — Man könnte ausserdem von dem terrestrischen, resp. dem Süsswasserbezirk einen lichtlosen unterirdischen Bezirk abtrennen: da derselbe sich aber in den übrigen Bedingungen völlig an die beiden ersteren anschliesst und andererseits nur eine ganz verschwindende Anzahl von Tierformen beherbergt, so ist eine Abtrennung desselben wohl nicht notwendig.**). Dasselbe gilt von einem pelagisch-abyssalen Bezirk, den man für die intermediären lichtlosen Schichten der Océane, die von schwimmenden oder treibenden Tieren bewohnt werden, aufstellen könnte: man lässt wohl auch diesen Bezirk vorläufig beiseite, da gegen die Existenz derartiger tiefenbewohnender Organismen, die vom Substrat unabhängig sind, wenigstens als einer wichtigeren und zahlreiche Formen enthaltenden Tiergruppe, neuerdings wohl begründete Zweifel erhoben worden sind: gänzlich dürften sie aber wohl kaum fehlen.***)

*) Die Tiefe, bis zu der Licht ins Wasser eindringt, beträgt etwa 400 m. Vgl. FOL et SARASIN, Compt. rend. Acad. Scienc. t. 100, 1886, p. 991—994. — Der erste, der auf Beleuchtungsverhältnisse als wesentliches Moment bei der Abgrenzung des Abyssals vom Litoral Wert legt, ist FUCHS (Neues Jahrb. Mineral. Geolog. Paläont. 1883, II. Beilage p. 492; ebenda, Anmerk. 2, sind auch die übrigen Arbeiten von FUCHS (1882), die hierauf Bezug nehmen, citiert).

**) Auch die im Innern anderer Tiere lebenden Parasiten dürften wohl besser mit ihren Wohntieren zusammenzufassen sein.

***) Vgl. A. AGASSIZ, Bull. Mus. Compar. Zool. VI. 1880, p. 153, XIV, 1888, p. 37 und XXIII, 1892, p. 19—44, besonders p. 40—44 und p. 48—56. — Nach A. AGASSIZ, dessen Beobachtungen bis jetzt noch nicht widerlegt sind und auch nach der Art ihrer experimentellen Ausführung einwandsfrei sind, geht das pelagische Leben bis ungefähr 200—250 Faden hinab, dann nimmt er aber ganz plötzlich ab und zwischen Oberfläche und Tiefe der Meere ist eine mächtige Wasserschicht, die kein tierisches Leben enthält. — Ob dieser Mangel ein absoluter oder nur ein relativer ist, haben weitere Untersuchungen zu entscheiden: beiläufig bemerkt, habe ich einige Tiergruppen stark im Verdacht, gerade für die intermediären Tiefen charakteristisch

Nach dem Voranstehenden dürften wir also wohl folgende Lebensbezirke unterscheiden, die auch für praktische Zwecke von höchster Wichtigkeit sind:

1. Terrestrischer Bezirk oder Terrestrial (Continental).
2. Süßwasserbezirk oder Fluvial.
3. Litoraler Bezirk oder Litoral.
4. Pelagischer Bezirk oder Pelagial.
5. Abyssaler Bezirk oder Abyssal.

Die WALTHER'schen sechs marinen Bezirke reduzieren sich demnach auf drei.

Die hier kurz gegebenen Charaktere der Lebensbezirke sind die primären. Auf ihre sekundären, minder durchgreifenden Besonderheiten werde ich weiter unten zu sprechen kommen. Natürlich giebt es auch zwischen diesen Lebensbezirken mancherlei Übergänge und ihre Bewohner vermischen sich vielfach an den Grenzen.

Anpassung der Organismen an die Lebensbezirke. — Die Verschiedenartigkeit der Existenzbedingungen, die in den einzelnen Lebensbezirken angetroffen werden, haben auf die morphologische Organisation der verschiedenen Tiergruppen in ganz auffallender Weise eingewirkt: die einzelnen Tiere und Tiergruppen sind diesen Lebensbezirken in ganz bestimmter Weise angepasst. Die Anpassung der Landtiere an die Luftatmung ist einer der wichtigsten Unterschiede dieser von den Wassertieren, auch die Bewegungsweise der Landtiere ist meist eine eigentümliche und eine Art der Bewegung, die des Fluges, ist Landtieren fast ausschliesslich eigen. Die Süßwassertiere ähneln in diesen Beziehungen ihren Stammeltern, den Meerestieren, aber in anderen ist ihr Organismus ihrem Medium so angepasst, dass sie in den meisten Fällen eine Verpflanzung in Salzwasser nicht ertragen und umgekehrt.

Uns interessieren hier vor allen Dingen die Anpassungen der marinen Tiere an die ihnen eigentümlichen Lebensbezirke. Das Vorhandensein von Licht im Litoral und im Pelagial, sein Fehlen im Abyssal, spricht sich vielfach in der Organisation der Tiere aus. Zunächst hängt die Entwicklung von optischen Organen, zur Wahrnehmung des Lichtes, bei vielen Tieren von diesen Lichtverhältnissen unzweifelhaft ab, wenn es auch andererseits vielfach wahrscheinlich ist, dass der Mangel von solchen Organen anderen Ursachen zuzuschreiben ist, z. B. einer versteckten Lebensweise in Sand, Schlamm oder anderen Körnern.*) Das Vorhandensein von oft mächtig ent-

zu sein, doch liegen für diese noch keine zweifellosen Tiefenangaben vor. (Vgl. SERGIA in Kapitel VI, ebenso die Tiefseemedusen in Kapitel VII.)

*) Vgl. WALTHER, Bionomie, p. 44, wo *Pseudomma australe* G. O. Sars citiert wird, das in der Bass-Strasse, Süd-Australien in 33 Faden Tiefe vorkommt und rudimentäre Augen besitzt, ein Mangel, der sich durch die Tiefe nicht erklären lassen soll. Ich glaube, gerade hier liegt die Sache etwas einfacher: Von der Gattung *Pseudomma* sind drei abyssale Arten in nordischen Meeren und eine abyssale Art in den antarktischen Meeren bekannt, alle mit reduzierten Augen. Man kann sich nun vorstellen, dass die Gattung auf der nördlichen Halbkugel in die Tiefsee einwand und ihr Sehvermögen einbüßte, in der Tiefsee sich weiter verbreitete, die südliche Halbkugel erreichte und dort, wo auch im Litoral kälteres Wasser vorhanden ist, wieder in der Art *Ps. australe* ins Litoral aufsteigen konnte: diese letztere Art behielt aber den ererbten Mangel der Augen bei.

wickelten Sehorganen bei Tiefseetieren ist wohl dem Umstande zuzuschreiben, dass die Tiefsee, wenn auch des Sonnenlichtes entbehrend, doch andere Lichtquellen besitzt, die in gewissen Leuchtorganen mancher Tiere bestehen.*) Diese Organe sind aber jedenfalls so zu deuten, dass sie nicht dazu dienen, anderen Tieren das nötige Licht zu spenden, sondern dazu, dem eigenen Träger den Weg zu erleuchten.**)

Die Wirkung der Lichtverhältnisse der einzelnen Lebensbezirke macht sich aber noch in anderer Weise geltend, nämlich in der Färbung der Tiere. Das Litoral besitzt unzweifelhaft die grösste Mannigfaltigkeit der Beleuchtungsverhältnisse, und demgemäss sind in ihm die Farbenanpassungen der Tiere die allerverschiedensten. Die bunte Farbenpracht der tropischen Korallenriffe, wie sie von so vielen Forschern geschildert und auch im Bilde festzuhalten versucht wurde***), ist eine bekannte Erscheinung, die diesen Verhältnissen zuzuschreiben ist. Demgegenüber besitzt das Pelagial, das offene Meer, gleichmässiger Lichtverhältnisse, die besonders dem Fehlen des Untergrundes zuzuschreiben sind und vorwiegend durch die charakteristischen Farbtöne, die das Weltmeer aufzuweisen hat, bedingt werden: die Farblosigkeit und Transparenz vieler Hochseetiere und die in den obersten Schichten der See vorherrschenden blauen Färbungen anderer passen sich hieran an.†) Der bestimmende Einfluss der Lichtverhältnisse des Abvssals auf die Tiefseetiere ist ein noch ungelöstes Problem: jedenfalls sind aber die Farben der letzteren oft sehr auffällig und stehen höchst wahrscheinlich mit diesen Verhältnissen in Zusammenhang.††)

Da das Medium der drei marinen Lebensbezirke dasselbe ist, haben wir bei den marinen Tieren keine wesentlichen Verschiedenheiten der Atmungsweise zu erwarten. Überall ist es Wasseratmung in ihren verschiedenen Formen, entweder Atmung durch die Körperoberfläche oder durch besondere Organe (Kiemen) und Differenzierungen, wie sie die Luftatmung bedingt, kommen nicht vor.†††)

Ganz anders beeinflusst die Abhängigkeit vom Substrat die Lokomotionsweisen der marinen Tiere. HÄCKEL*†) hat die marinen Tiere nach diesem Gesichtspunkt eingeteilt und WALTHER**†) schliesst sich dieser Einteilung an. Der erste Anstoss zu diesen Untersuchungen wurde durch HENSEN***†) gegeben, der den Begriff des Plankton's, der auf hoher See treibenden Organismen, nach ihrer Bewegungsfähig-

*) MAC CULLOCH's und COLDSTREAM's „abyssal theory of light“, vgl. WALTHER, l. c. p. 43.

**) Vgl. CHUN, Leuchtorgan und Facettenauge. — Biologisch. Centralbl. XIII, 1893, p. 544—571.

***) Z. B. HÄCKEL, Arabische Korallen. Berlin 1876. p. 45, 46, pl. 3. — NEUMAYR, Erdgeschichte I, 1886, color. Tafeln p. 561 und 565.

†) BRANDT, Über Anpassungserscheinungen und Art der Verbreitung von Hochseetieren. — Ergebn. Plankton-Exped. Reiseschreib. I, 1892, p. 352—356.

††) A. AGASSIZ, Bull. Mus. Comp. Zool. XXIII, 1892, p. 82 ff. — WALTHER, Bionomie 1893, p. 42. — FAXON, Mem. Mus. Comp. Zool. XVIII, 1895, p. 251—255.

†††) BERGMANN und LEUCKART, Vergleichende Anatomie und Physiologie. Stuttgart 1852, p. 219 ff. — CARPENTER, Principles of Comparative Physiology. Philadelphia 1854, p. 304 ff.

*†) HÄCKEL, Planktonstudien. Jena 1890, p. 18 ff.

**†) WALTHER, Bionomie p. 16.

***†) HENSEN, Fünfter Bericht Commiss. wiss. Untersuch. Deutsch. Meere. 12.—16. Jahrg. 1887, p. 1.

keit aufstellte, ob sie sich nämlich willenlos treiben lassen, oder ob sie Selbständigkeit gegenüber den Triebkräften bewahren, indem sie dieselben durch eigne Bewegung zu überwinden vermögen. Meiner Meinung nach ist dieser Begriff schon von HENSEN nicht richtig gefasst, und ich bezweifle, dass sich der Begriff des Planktons in der HENSEN'schen Fassung wird halten lassen. Ob Organismen ihre Selbständigkeit gegenüber den treibenden Kräften der Meeresströmungen durch Eigenbewegung bewahren können, hängt einzig und allein von der Stärke dieser Strömungen ab, so dass unter Umständen ein und derselbe Organismus bald zum Plankton gehören würde, bald nicht. HÄCKEL'S Unterscheidung von Benthos, Nekton und Plankton gründet sich ebenfalls wesentlich auf die Bewegungsweisen. Während WALTHER zwar ganz richtig angiebt, dass diese Einteilung „eine Gliederung der Organismen nach bionomischen Charakteren“ — „nach der Art der Lebensweise und nach der Anpassung an bestimmte äussere Existenzbedingungen“ sei, zieht er jedoch nicht die Konsequenzen aus diesem etwas veränderten Standpunkt.

Nach dem oben Gesagten liegt der Hauptpunkt, auf den es hier ankommt, in der Abhängigkeit der Organismen vom Substrat*) und die letzteren teilen sich demgemäss in zwei grosse Gruppen: solche, die vom Substrat abhängig sind und sich nicht dauernd von demselben frei machen können, Benthos, und solche, die dauernd unabhängig sind vom Substrat, d. h., die Küsten oder den Boden des Oceans niemals im lebenden Zustande zu berühren brauchen, Plankton. Die benthonischen Tiere lassen sich dann wieder je nach ihrer mehr oder minder innigen Verknüpfung mit dem Substrat in sessiles Benthos teilen, das festgewachsen ist und sich seine Nahrung zuführen lassen muss, in vagiles Benthos, welches durch Kriechen und Laufen auf dem Substrat zur Nahrungsaufsuchung Ortsveränderungen vornimmt und schliesslich in nektonisches Benthos, das Schwimfähigkeit besitzt und sich zeitweilig vom Boden entfernen kann, aber doch immer wieder denselben aufsuchen muss. Das letztere macht offenbar den Übergang zu dem typischen, gänzlich vom Substrat unabhängigen Plankton. Die drei genannten Gruppen des Benthos sind charakteristisch für das Litoral und das Abyssal. Das echte Plankton, welches wohl zumeist dauernd-nektonische Tiere enthält (Tiere ohne jede selbständige Eigenbewegung werden wohl eine ganz verschwindende Minorität bilden), charakterisiert das Pelagial.

Bei den genannten Gruppen von Organismen drücken sich in eigentümlich ausgebildeten Lokomotionsorganen die verschiedenen Anpassungserscheinungen auch morphologisch aus. Für die planktonischen Tiere sind ausserdem noch mannigfache Schwebevorrichtungen wichtig geworden, durch die die dauernde Trennung vom Substrat befördert wird. Die letzteren sind erst in allerneuester Zeit eingehender studiert worden.**)

*) Das ist zuerst von HEILPRIN (The geographical and geological distribution of animals. 1887, p. 119) klar ausgesprochen worden: „Under the designation „pelagic“ may be included those forms of life which habitually pass their existence on the free expanse of the ocean, and which only on accidental occasions, if at all, visit the continental borders, or descend to the floor of the sea.“

**) SCHÜTT, Pflanzenleben der Hochsee. — Ergebn. Plankton-Exped. I. Reisebeschreibung 1892, p. 251–260, p. 272–274, und BRANDT, ibid. p. 340–351.

Da jeder Lebensbezirk ausser den primären Charakteren noch sekundäre besitzt, auf die ich weiter unten zu sprechen komme, finden sich ausser den genannten Anpassungserscheinungen der Organismen an die einzelnen Lebensbezirke noch zahlreiche andere, auf die ich aber hier nicht weiter eingehen will, da sie zu mannigfach sind. Es genügt mir, konstatiert zu haben, dass die einzelnen Tierformen im allgemeinen stets auf nur einen dieser Lebensbezirke angewiesen sind, in anderen dagegen nicht zu existieren vermögen. Doch giebt es eine geringe Anzahl Beispiele, dass Tiere aus einem Bezirk in den anderen wandern: es sind dies jedoch regelmässige und gesetzmässige Erscheinungen, während unregelmässige und willkürliche Verpflanzung einer Tierform aus einem Lebensbezirk in einen anderen unter allen Umständen deren Existenzfähigkeit in Frage zieht.

Der Begriff der Facies. — Der Begriff der Facies ist ein den Geologen sehr geläufiger und wurde auch zuerst für geologische Verhältnisse aufgestellt.*) Nach WALTHER**) bezeichnet man mit Facies ursprünglich (nach GRESSLY) „die unterscheidenden Merkmale gleichzeitig gebildeter Gesteine“ und ferner (nach MOJSISOVICS) „die Wechselbeziehungen zwischen den äusseren Bedingungen einerseits und dem Gesteinsmaterial und dem Wohnsitz von Organismen anderseits“. Nachdem NEUMAYR***) den Begriff zuerst mit vollem Bewusstsein auf recente Verhältnisse übertrug und die Facies als „lokale Differenzierungen des Meeresbodens“ bezeichnete, machte WALTHER dann auf die fundamentale Wichtigkeit dieses Begriffes für die modernen Verhältnisse aufmerksam und bezeichnet (p. 25) als Facies: „die physikalischen Eigenschaften des Meeresbodens, welche die Verteilung der Organismen regeln“.†) Der Zusammenhang des so gefassten Begriffes mit dem geologischen wird uns klar, wenn wir den Meeresboden als den Ort ansehen, auf dem sich infolge gewisser physikalischer Verhältnisse unterschiedliche Ablagerungen bilden, die uns, wenn sie in

*) Den Begriff verdanken wir GRESSLY (*Observations géologiques sur le Jura Soleurois*. — *Nouv. Mem. Soc. Helvet. Scienc. Nat.* II. 1838), seine Wichtigkeit wurde besonders von NAUMANN (*Lehrbuch der Geognosie* II, 1854, p. 46 f.) hervorgehoben. Später legten besonders GÜMBEL (*Geognost. Beschreib. des bayerisch. Alpengebietes* 1861) und MOJSISOVICS (*z. B. Jahrb. K. K. Geol. Reichsanstalt* XIX. 1869, p. 124) auf denselben Wert und letzterer behandelt ihn ausführlicher (Faunengebiete und Faciesgebilde der Triasperiode in den Ostalpen. — *Jahrb. K. K. Geol. Reichsanst.* XXIV. 1874, p. 81—134). — Eine Zusammenstellung der wichtigsten geologischen Facies hat FUCHS gegeben (*Neues Jahrb. Miner. Geol. Paläont.* 1883. II. Beilage p. 519 ff.).

**) WALTHER, *Bionomie* 1893, p. 25, 26, und *Lithogenesis* 1894, p. 989.

***) NEUMAYR, *Erdgeschichte* II. 1887, p. 11.

†) Diese Definition ist nicht einwandfrei, da der Einfluss der Facies auf die Verteilung der Organismen erst eine Wirkung ihrer Verschiedenheit ist und diese Beeinflussung des organischen Lebens keinen notwendigen Teil des Inhalts des Faciesbegriffes bildet: Facies könnten in verschiedener Ausbildung vorhanden sein, selbst wenn die Erde ohne jedes organische Leben wäre. In gewissem Sinne ist die von WALTHER in der *Lithogenesis*, p. 989, gegebene Definition vorzuziehen: „Facies ist die Summe der primitiven Eigenschaften eines Gesteines.“ — Die von GRESSLY und NEUMAYR gegebenen Definitionen, wenn sie auch den Begriff enger ziehen, sind jedenfalls gut formuliert und wenn der Begriff erweitert wird, so ist es offenbar vorteilhaft, sich an die älteren, in ihrer Art guten Definitionen, enger anzuschliessen.

früheren geologischen Epochen entstanden, in Gesteinen von verschiedenem Charakter überliefert sind und von diesem aus können wir einerseits auf die damaligen Bildungsbedingungen schliessen, und andererseits wird uns ihr Einfluss auf die damals davon abhängige Fauna durch die eingeschlossenen paläontologischen Reste erkennbar. Der wichtigste Punkt hierbei ist, dass sich der Begriff der Facies auf das Substrat, die feste Erdkruste sowohl über als unter der Meeresbedeckung, bezieht, und dass er sich deshalb folgerichtig (wie auch schon WALTHER in der „Lithogenesis“ thut) nicht nur auch auf die Verhältnisse des Fluvials, wie ja allbekannt, übertragen lässt, sondern auch auf das Continental. Somit kann man ganz allgemein die Facies als „gleichzeitig gebildete lokale Differenzierungen des Materials, aus dem die jeweiligen obersten Schichten der Lithosphäre gebildet werden“ bezeichnen.

WALTHER geht im dritten Teil seines Werkes*) auf die einzelnen recenten Facies näher ein und überträgt den Begriff auf das Festland. Diese Zusammenstellung bildet einen wichtigen Teil des Werkes und ist jedenfalls von bleibendem Werte. Im wesentlichen gruppiert er die Facies nach ihrer Bildungsweise und unterscheidet mechanische, chemische, organische und vulkanische Ablagerungen (p. 540 und 642 ff.). Ferner gruppiert er dieselben in „Faciesbezirke“, doch wird dadurch etwas Verwirrung herbeigeführt: jedenfalls ist es mir unklar geblieben, ob die Faciesbezirke identisch mit den Lebensbezirken sind, oder ob etwas anderes darunter verstanden werden soll. Die in der „Bionomie“ aufgestellten sechs Lebensbezirke sind bei der Abhandlung der Facies nicht streng aufrecht erhalten, sondern es wird nur im allgemeinen Festland, Litoralgebiet und Meer unterschieden, und von letzterem werden nur die Facies der Flachsee, der Koralleninseln und Vulkaninseln und der Tiefsee besprochen. Nach den von WALTHER in der „Bionomie“ gegebenen Ausführungen über die Lebensbezirke dürfte es wohl unzweifelhaft sein, dass der beste Weg, die Facies zu behandeln, der ist, dieselben scharf nach Lebensbezirken zu gruppieren, und wir werden weiter unten sehen, dass gerade die Verschiedenheit der Faciesgebilde wesentlich zur sekundären Charakterisierung der Lebensbezirke beiträgt. Auch gegen die Einteilung der festländischen „Faciesbezirke“ nach Klimazonen dürften sich Einwände erheben lassen, da durch diese oftmalige Wiederholungen veranlasst werden.

Ich kann an dieser Stelle mich darauf beschränken, auf die Hauptgesichtspunkte hinzuweisen, nach denen sich die Facies gruppieren lassen, und unterscheidet besonders zwischen primären, die nur von anorganischen Elementen gebildet werden, und sekundären, zu deren Bildung organische Elemente beitragen**): die ersteren würden WALTHER's mechanischen, chemischen und vulkanischen, die letzteren seinen organischen Ablagerungen entsprechen. Meist treten Facies zusammengesetzter Art auf, verschiedene primäre und sekundäre Elemente treten zu den mannigfachsten Kombinationen zusammen, so dass

*) WALTHER, Lithogenesis der Gegenwart 1894, besonders p. 719—773.

**) WALTHER (Lithogenesis p. 976) unterscheidet primäre und sekundäre Eigenschaften eines Gesteines: er versteht darunter aber etwas anderes, als was ich hier unter primären und sekundären Facieselementen verstanden wissen will.

die Anzahl der einzelnen Facies, die sich unterscheiden lassen, eine ganz bedeutende wird.

Wichtiger ist jedoch der Umstand, dass jeder Lebensbezirk, mit Ausnahme des offenen Meeres, seine besonderen Facies besitzt. Als Grundlage für die kontinentalen Facies müssen wir vor Allem den geologischen Bau der Kontinente ansehen, die lithologische Beschaffenheit des Untergrundes. Ferner sind wichtig die Verhältnisse des Bodenreliefs, die physikalischen Differenzen der Elevation, der Charakter der Oberfläche (z. B. Ebene, Bergland). Als sekundäre Elemente treten dann besonders die Vegetationsverhältnisse hinzu, die sich dann mit den primären in grosser Mannigfaltigkeit kombinieren.

Ähnliche Bedingungen sind im fluvialen Lebensbezirke vorhanden. Für diesen jedoch treten einige eigentümliche Gesichtspunkte hinzu, die von der verschiedenen Beschaffenheit des Mediums abhängen: ich meine von der Natur der Wasserläufe, ihrer Ansammlung zu Seen u. dgl. Besonders eine Faciesgruppe, die der grossen Süswasserseen, hat in ihrer Ausbildung eine solche Eigentümlichkeit erlangt und ähnelt in gewisser Beziehung wieder den grossen Wasseransammlungen der Ozeane, dass es sich wohl verlohnen würde, sie besonders zu studieren.

Uns interessieren aber hier besonders die Faciesgruppen der marinen Lebensbezirke. Das Litoral ist wegen seiner vielfachen Beziehungen zum Festlande, seiner vielfachen Abhängigkeit von der Natur des letzteren, wohl am mannigfaltigsten in der Ausbildung von Facies. Da der Charakter des Meeresgrundes sehr wesentlich durch das Vorhandensein von terrigenen Depositen bestimmt wird und diese Depositen bei ihrem Transport von der Höhe der Kontinente abwärts die See zunächst im Litoral erreichen, so ist der Charakter der litoralischen Facies wesentlich abhängig von der Natur dieser Niederschläge. Wo derartige Niederschläge fehlen, oder etwa gar Abrasion*) sich vorfindet, ist, wie auf den Kontinenten, die lithologische Beschaffenheit des Substrates das primäre Element der Facies. Häufig findet sich jedoch im Litoral dieser Untergrund von verschiedenartigen Sedimenten bedeckt, die sich ebenfalls nach ihrer lithologischen Zusammensetzung unterscheiden lassen. Da die fortschreitende Abtragung der Kontinente und der Transport**) des Materials zur See wesentlich in der Richtung arbeitet, das Gesteinsmaterial zu zertrümmern und zu zerkleinern, so findet sich naturgemäss dort, wo dieser Prozess zuerst einen Ruhepunkt findet und die transportierenden Kräfte nachzulassen beginnen, nämlich im Litoral, das grösste Material angehäuft: vom Felsstrand haben wir im Litoral durch Blockstrand, Kiesstrand, Sandstrand zum Schlammstrand***) den allmählichen Übergang vom groben zum feineren Endprodukt dieses Vorganges. — Zu diesen primären Facieselementen treten dann im Litoral noch sekundäre in Gestalt von Vegetationsformen. Es sind ganz besondere Pflanzen, die in der See auftreten, besonders Algen, Tange und Seegräser, die, wo sie vorhanden sind, vielfach in solcher Massenhaftigkeit sich finden, dass sie dem

*) Vgl. WALTHER, Lithogenesis p. 573, Anmerkung.

**) Ablation und Transport, vgl. WALTHER, *ibid.* p. 572 ff.

***) Vgl. WALTHER, Bionomie p. 96 ff. und Lithogenesis p. 834 ff.

Meeresboden ein ganz bestimmtes Gepräge aufdrücken. Aber auch gewisse, meist sessil-benthonische Tierformen tragen dazu bei, dem Meeresgrunde durch ihre Anwesenheit und durch Bildung eigentümlicher Depositien einen besonderen Charakter zu verleihen: ich denke hier besonders an die grossen Kolonien der Riffkorallen, an die Muschelbänke, die Bryozoengründe u. dgl., von deren Vorhandensein andere Organismen abhängig sind.

Die verschiedenen Facies des Litorals gehen zum Teil in bedeutendere Tiefen hinab, im allgemeinen jedoch treten im Lebensbezirke des Abyssals andere, eigentümliche auf. Die Ablagerungen der Tiefsee haben von je her ein bedeutendes Interesse in Anspruch genommen. Dieselben zeichnen sich vor denen des Litorals durch Feinheit des Kornes aus, da sie die letzten Zersetzungsprodukte von Mineralien und Gesteinen sind, begleitet von Resten terrigener und mariner Organismen. MOSELEY und RENARD*) teilen die eigentlichen Tiefseeabsätze (unterhalb der 100Faden-Linie) ein in pelagische, die sich im tiefen Wasser fern vom Lande bilden (rother Thon, Radiolarien-, Diatomeen-, Globigerinen- und Pteropoden-Schlick), und in terrigene (Blauschlamm, Rothschlamm, Grünschlamm, vulkanischer Schlamm und Korallschlamm). Die dadurch bedingten Facies sind wohl meist als zusammengesetzte anzusehen. Eine andere eigentümliche Ablagerung, bestehend wesentlich aus vom Lande in See getriebenen vegetabilischen Resten, wurde von A. AGASSIZ**) in Westindien und an der Westküste Amerikas in grosser Ausdehnung gefunden. Die Verschiedenheit der Facies des Abyssals von denen des Litorals und ihre grosse horizontale Verbreitung***) bedingt einen wesentlichen Unterschied zwischen beiden Lebensbezirken, der bei der Verbreitung der Tiere in Rechnung kommt.

Der pelagische Lebensbezirk kann nach der Definition des Begriffes der Facies solche nicht besitzen. Jedoch eine bestimmte Eigentümlichkeit desselben, nämlich dass an bestimmten Stellen auf hoher See von den Küsten losgerissene Tangmassen zusammengetrieben werden, kann man als eine facielle Differenzierung der Hochsee betrachten. Diese schwimmenden Tangmassen geben einem eigentümlichen, an sie angepassten Tierleben†) ein Substrat, ohne welches letzteres sonst nicht auf hoher See sich dauernd aufhalten könnte. Es ist sehr bemerkenswert, dass diese Sargassumtiere (wenigstens die Mehrzahl) dort, wo das Sargassumkraut festgewachsen im Litoral vorkommt, nicht gefunden werden, sondern dass sie nur das treibende Kraut bewohnen.

Dies dürften wohl die Hauptgesichtspunkte sein, nach denen sich Facies in den einzelnen marinen Lebensbezirken unterscheiden lassen. Wie durch die verschiedenartigen Kombinationen der die Facies bedingenden Elemente die Zahl der einzelnen zusammengesetzten Facies

*) MOSELEY und RENARD, Challenger Rep. Deep-Sea Deposits 1891, p. 186. — Vgl. auch: A. AGASSIZ, Three Cruises of the Blake I. — Bull. Mus. Compar. Zool. XIV. 1888, p. 140—152 und WALTHER, Lithogenesis 1894, p. 963—973.

**) A. AGASSIZ, Bull. Mus. Compar. Zool. XXI. 1891, p. 187 und XXIII. 1892, p. 11.

***) Vgl. WALTHER, Lithogenesis p. 972.

†) MURRAY, Challenger Rep. Narrative I, 1. 1885, p. 136. ORTMANN, Decapod. Schizopod. Plankton-Exped. 1893, p. 60.

eine sehr grosse wird, so sind auch die Anpassungen der Tierwelt an diese Verhältnisse äusserst mannigfach. Es würde zu weit führen, näher auf dieselben einzugehen, da fast jede einzelne Spezies auf besondere Verhältnisse angewiesen ist, und da andererseits die wechselseitigen Beziehungen der Organismen unter sich und zu ihrem Aufenthaltsort noch viel zu wenig bekannt sind, würde jeder Versuch einer Zusammenstellung lückenhaft sein.

Kapitel III.

Die Verbreitung der Tiere: Beförderung und Verhinderung der Verbreitung, Verbreitungsmittel.

Entstehung und Verbreitung der Arten. — Prinzip der Separation und Migration. — Untersuchen wir die Verbreitung der Tiere im Speziellen, so finden wir, dass dieselben sich durchaus nicht an die Grenzen der im vorigen Kapitel genannten Lebensbezirke und auch nicht an die der Facies halten: die einzelnen Lebensbezirke und ebenso viele Facies erstrecken sich über weite Strecken der Erde, dennoch fehlen gewisse Tiere hier und da, wo sonst Lebensbezirk und Facies ihnen zusagen würde. Es müssen also innerhalb dieser letzteren beiden noch Ursachen der Beschränkung existieren, die es verhindern, dass die verschiedenen Tierformen sich überall dorthin verbreiten, wo sich der passende Lebensbezirk und die passende Facies findet. Diese Frage hängt eng zusammen mit der fundamentalen Frage der biologischen Wissenschaft: wie die einzelnen Tierformen entstanden sind, die sich für die Tiergeographie im Speziellen in der Weise erweitert, dass wir danach fragen müssen: wo sind die einzelnen Tierformen entstanden, und woher kommt es, dass dieselben zur Jetztzeit auch unter sonst scheinbar gleichen Bedingungen oft so verschiedenartige Verbreitungen besitzen?

Es ist der Grundgedanke der durch DARWIN begründeten Entwicklungslehre, dass infolge der Variationsfähigkeit der Arten diese letzteren keine Konstanz besitzen und dass sich durch allmähliche Umbildung derselben die recente Organismenwelt aus ihren geologischen Vorläufern entwickelt hat. Während nun dieser fundamentale Satz sich in der ganzen biologischen Wissenschaft vollständig eingebürgert hat, bilden die Ursachen, die die Umbildung der Arten bewirken und die aus Variationen neue Formen schaffen, für die man Artbegriffe aufstellen kann, ein viel umstrittenes Problem der Entwicklungslehre und haben eine umfangreiche Litteratur erzeugt. Ein gerade mit der Tiergeographie eng zusammenhängendes und, meiner Meinung nach,

für das volle Verständnis der Vorgänge, die mit der Entstehung der Arten verknüpft sind, unumgänglich notwendiges Prinzip ist von MORIZ WAGNER*) ausführlich behandelt worden: es ist das der Separation oder Isolierung und der Migration, das von den meisten Forschern falsch verstanden oder zu einseitig aufgefasst wurde.

Um die Wichtigkeit dieses Prinzips würdigen zu können und um den Nachweis zu führen, dass ohne das Prinzip der Isolierung eine Artendifferenzierung undenkbar ist, kann ich es nicht umgehen, meinen Standpunkt gegenüber der Frage nach der Entstehung der Variationen und nach der Umbildung derselben zu differenten Arten so kurz wie möglich zu charakterisieren.

In den beiden Punkten, der Entstehung von Variationen, und der Differenzierung derselben zu gleichzeitig existierenden, morphologisch gesonderten Arten, liegt der Kern der ganzen Sache. In betreff des ersteren, der Entstehung der Abänderungen, standen sich neuerdings zwei Ansichten gegenüber: die eine, vertreten durch SPENCER, nimmt an, dass die Variationen durch direkte Anpassung an äussere Verhältnisse entstehen und dass sich diese Anpassungen vererben, die andere, vertreten durch WEISMANN, hält nur die Vererbung von im Keime auftretenden Eigenschaften (blastogenen) für möglich und will das Entstehen dieser Variationen dem Einfluss der Amphimixis, d. h. der Vereinigung zweier Elemente (verschieden gearteter Ahnenplasmen) zuschreiben. Diese beiden Ansichten haben zwischen SPENCER**) und WEISMANN***) zu einer lebhaften Kontroverse geführt: zur Zeit dürfte sich wohl für jeden unbefangenen Urteilenden das Resultat ergeben, dass den WEISMANN'schen Ansichten und Theorien viel Boden dadurch entzogen wird, dass sowohl von SPENCER, als auch von anderer Seite†), auf erhebliche Schwierigkeiten hingewiesen wurde: die bedeutendste dürfte wohl die sein, dass WEISMANN zur Erklärung der Entstehung von Variationen das Prinzip der Amphimixis einführt, dass er aber dieses mit schon variiertem Material, der Verschiedenheit der Ahnenplasmen, arbeiten lässt,

*) MORIZ WAGNER, Die Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig 1868. — Wieder abgedruckt in: Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Gesammelte Aufsätze von M. WAGNER. Basel 1889, p. 94—97 und besonders ebenda: Über den Einfluss der geographischen Isolierung und Kolonienbildung auf die morphologische Veränderung der Organismen (1870) p. 101—106. — Vor WAGNER hatte G. JÄGER (Zoolog. Briefe I. 1864) auf die Bedeutung der Wanderung und Isolierung aufmerksam gemacht. — Neuerdings hat BAUR (Das Variieren der EidechsenGattung *Tropidurus* auf den Galapagosinseln. — Biolog. Centralbl. X. 1890, p. 475—483 und: Festschrift zum 70. Geburtstage Leuckart's. 1892, p. 259 ff., besonders 277. — On the origin of the Galapagos Islands. — American. Natural. 1891, p. 217—229, p. 307—319. — Ein Besuch der Galapagosinseln. — Biolog. Centralbl. XII. 1892, p. 221—250) auf die hohe Bedeutung der Isolierung mit Nachdruck hingewiesen: die von ihm auf ihre Eidechsenfauna untersuchten Galapagosinseln dürften wohl als ein klassisches Beispiel für den Einfluss der Separation auf die Artbildung anzusehen sein.

**) Vgl. SPENCER, The inadequacy of Natural Selection. — Contemporary Review Febr. Mar. 1893. — A rejoinder to Prof. Weismann. — Ibid. Dec. 1893.

***) Vgl. besonders: WEISMANN, Amphimixis, Jena 1891. — Das Keimplasma, Jena 1892. — Die Allmacht der Naturzüchtung, Jena 1893.

†) Vgl. HÄCKEL, Zur Phylogenie der australischen Fauna. Syst. Einl. zu SEMON, Forschungsreisen in Australien etc. 1893, p. VII—XI. und PFEFFER, Die inneren Fehler der Weismann'schen Keimplasmatheorie. — Verh. Naturw. Ver. Hamburg (3) I. 1894.

dass er also, um die Entstehung von Verschiedenheiten zu erklären, solche als schon gegeben voraussetzt. Schon hierdurch wird die Bedeutung der Amphimixis als „Variationsquelle“ hinfällig und anderseits dürfte schon durch die Erfahrung erwiesen sein, dass Amphimixis, wenn mit verschiedenartigem Material arbeitend, nicht neue Differenzen erzeugen wird, sondern die vorhandenen ausgleichen, verschmelzen und verbinden muss, besonders wenn das verschiedenartige Grundmaterial, wie schon PFEFFER*) hervorhebt, ähnlich und verwandt miteinander ist.**)

Wir können demnach nicht umhin, anzunehmen, dass die Variationen, wie SPENCER und andere wollen, durch direkte somatische Anpassungen an äussere Verhältnisse entstehen und dass diese sich vererben lassen.***) Es sind dies diejenigen zwei Faktoren, die die Grundlage für den Artenbildungsprozess abgeben: 1. Die Fähigkeit der Organismen, sich den äusseren Bedingungen anzupassen, und 2. die Möglichkeit der Vererbung der so erworbenen Eigenschaften. Die Vererbung wirkt wesentlich in der Weise, dass erworbene Eigenschaften auf folgende Generationen übertragen werden, also keine ephemere Erscheinungen sind, sondern erhalten und fixiert werden, und dass somit die durch den Fortpflanzungsakt hergestellte Blutsverwandtschaft morphologisch ihren Ausdruck findet. Hierzu kommt nun ein dritter Faktor: die natürliche Auslese. WEISMANN hat diesen Faktor als den einzig artbildenden („allmächtigen“) hingestellt: er übersieht aber dabei, dass er selbst die Amphimix als variationsbildend einführte, als Material liefernd für die natürliche Auslese, also als einen zweiten Faktor, der bei der Artbildung mitwirkt. Wenn aber Amphimixis und natürliche Auslese zusammenarbeitend gedacht werden müssen, kann die letztere für sich nicht „allmächtig“ sein. Ich werde aber gleich weiter nachweisen, dass auch diese zwei Faktoren (nach WEISMANN) oder die eben genannten drei: Anpassung, Vererbung und Naturzüchtung, nicht genügen, um die Entstehung differenter Arten zu erklären. Die natürliche Auslese (Naturzüchtung) wirkt offenbar so, dass aus der Zahl der vorhandenen Formen, die teils ererbte, teils neu erworbene Eigenschaften besitzen, diejenigen vernichtet†) werden, die ungünstig gestellt sind. Indem so die schlechten Stücke allmählich mehr und mehr verschwinden, wird der Durchschnitt der Gesamtheit gehoben††): d. h., der Durchschnitt der Merkmale des betreffenden Formenkreises ändert sich ganz allmählich in einer bestimmten Richtung, die durch die jeweiligen äusse-

*) PFEFFER, *ibid.* p. 11 (des Sonderabzuges).

**) Die WEISMANN'sche Vererbungstheorie soll angeblich die von ihm angenommene Wirkung der Amphimixis erklären. Der kausale Zusammenhang der dieser Theorie zu Grunde liegenden höchst spärlichen Thatsachen mit den Vererbungserscheinungen ist aber durchaus unerwiesen und zweifelhaft, und deshalb können diese Thatsachen nicht als Stützen der Theorie angesehen werden.

***) Übrigens giebt WEISMANN selbst in gewissem Sinne die anpassende Wirkung äusserer Verhältnisse zu, dieselben sollen sich aber — unsichtbar — nur auf die Keime (die hypothetischen Gebilde der „Biophoren“ und „Determinanten“) erstrecken und erst durch Amphimixis als sichtbare individuelle Variationen sich darstellen. Auch diese Vorstellung entbehrt einer hinreichenden Begründung.

†) Mit PFEFFER (Die Umwandlung der Arten, ein Vorgang funktioneller Selbstgestaltung. — *Verh. Naturw. Ver. Hamburg* (3) I. 1894) lege ich nicht auf die Auslese des Passendsten, sondern auf die Vernichtung des Unpassenden Gewicht. Dieser Gedanke ist für die ganze Auffassung des Selektionsvorganges von eminentester Wichtigkeit!

††) PFEFFER, *ibid.* p. 13.

ren Existenzbedingungen angegeben wird. Dieser Vorgang wird als Umwandlung der Arten (PFEFFER) oder als Mutation (WAAGEN*) bezeichnet.

Es ist aber sowohl von WEISMANN, als auch von den meisten übrigen Descendenztheoretikern**) übersehen worden, dass der Vorgang der Mutation einer Art oder eines Formenkreises durchaus nicht gleichbedeutend ist mit der Bildung neuer, gleichzeitiger, differenten Arten. Die Naturzüchtung kann nur in der Weise wirken, einen Formenkreis oder eine Art mit der Zeit zu vervollkommen, beziehungsweise zu verändern, sobald sich die Existenzbedingungen ändern: aus einer Form kann eine andere gezüchtet werden, niemals aber deren zwei. Die Divergenz der Mutationsrichtungen, die Entstehung getrennter Formen aus einer Stammform, vermag die natürliche Auslese niemals zu erklären.***) Eine solche kann man sich nur dann vorstellen, wenn man annimmt, dass auch die Existenzbedingungen sich differenzieren, d. h. sich an verschiedenen Stellen der Erde zu gleicher Zeit verschieden zeigen, so dass dann an den verschiedenen Stellen die dort lebenden Nachkommen einer Organismenform gesonderten Bedingungen unterworfen sind. Eine erfolgreiche Wirkung der differenten Lebensverhältnisse ist aber nur denkbar, wenn die Organismen gezwungen sind, sich dauernd in denselben aufzuhalten, wenn sie verhindert werden, aus einem Gebiet mit bestimmten Existenzbedingungen sich nach anderen mit anderen Bedingungen zu begeben. Wir haben somit als vierten und wichtigsten (weil abschliessenden) Faktor bei der Bildung differenter Arten die räumliche Separation oder Isolierung anzusehen. Durch dieselbe werden, wie sich WAGNER ausdrückt: bestimmte Tierformen „der Vermischung†) mit nächst verwandten entrückt“, oder,

*) Vgl. W. B. SCOTT, On Variations and Mutations. — Americ. Journ. Sci. vol. 48. 1894, p. 355—374. — In dieser Arbeit wird der Begriff der Mutation wohl am klarsten entwickelt.

**) Mit Ausnahme wohl derer, die den Mutationsbegriff richtig erfassten (WAAGEN, NEUMAYR, SCOTT, vgl. die Citate bei SCOTT, l. c. p. 361 und 372). Besonders SCOTT unterscheidet sehr wohl die Hauptrichtung der Mutation von den Nebenrichtungen der Variation.

***) Am nächsten kommt NEUMAYR (Die Stämme des Tierreiches I. 1889, p. 108 f.) der hier von mir vorgetragenen Auffassung, und auch er unterscheidet scharf die verschiedene Bedeutung des Isolierungsprinzipes für Art-Mutation und Art-Differenzierung: er drückt sich nur noch etwas zurückhaltend aus.

†) WEISMANN (Über den Einfluss der Isolierung auf die Artbildung. Leipzig 1872) widmet der Widerlegung der allgemeinen Gültigkeit des Isolierungsprinzipes eine besondere Schrift, in der er zu dem Resultat kommt, dass er den Einfluss der Isolierung in beschränkter Weise (p. 103: „wenn die betreffende Art in der Periode der Variabilität auf isoliertes Gebiet geräth“) gelten lässt, neben der Artbildung durch Naturzüchtung. Abgesehen davon, dass wir eben gesehen haben, dass die Naturzüchtung ohne Isolierung die Arten nur mutieren, nicht differenzieren kann, gründet sich die auf p. 5 (l. c.) gegebene Argumentation, wodurch bewiesen werden soll, dass durch Isolierung eine Kreuzung mit der Stammform nicht vermieden wird, auf den unglücklichen Ausdruck „Vermischung“ bei WAGNER und damit bekommt die ganze Auffassung des Prinzipes eine schiefe Richtung. Es handelt sich nicht um die Verhinderung einer Kreuzung („Vermischung“) von Variation mit der Stammform; es handelt sich überhaupt nicht um Verhinderung einer Kreuzung (resp. Amphimixis), sondern darum, dass eine räumliche „Vermischung“ von Formen aus Gebieten verschiedener Existenzbedingungen verhindert wird, dass bestimmte Formen unter bestimmten Existenzbedingungen dauernd verbleiben müssen. Aus demselben Grunde, dass es sich nicht um Verhinderung von Kreuzung handelt, wird der von HÄCKEL (Natürliche Schöpfungsgeschichte, 5. Auflage, p. 329) erhobene Einwand, dass nämlich nur bei „getrennt geschlechtlichen“ Tieren Artbil-

worauf ich das Hauptgewicht legen möchte: durch dieselbe wird verhindert, dass sich bestimmte Tierformen in Gebiete anderer Existenzbedingungen begeben und sie können sich dann infolge der andauernden Wirkung gewisser äusserer Einflüsse zu scharf begrenzten morphologischen Formenkreisen oder Arten entwickeln. In diesem Satz liegt fernerhin das wesentliche Moment des Artbegriffes: als Arten können wir nur solche Formen ansehen, die sich infolge von Isolierung auch durch morphologische Merkmale scharf und konstant von gleichzeitig lebenden, verwandten Formen abheben.*) Selbstverständlich können die bestehenden Arten jederzeit einer Umwandlung unterworfen werden, sobald die geeigneten Verhältnisse eintreten: der Artbegriff ist also nur zeitweilig konstant.

Aus den vorstehenden Ausführungen ersehen wir, dass zur Bildung differenter Arten vier Faktoren beitragen: 1. Anpassung an äussere Existenzbedingungen bildet Variationen, 2. die Vererbung dieser Anpassungen fixiert die Variationen und bildet morphologisch zusammengehörige (verwandte) Formenkreise, 3. die Naturzüchtung verändert die Formenkreise und bewirkt Mutation in einer bestimmten Richtung, 4. die Isolierung von Formenkreisen bewirkt Differenzierung der Mutationsrichtungen und somit Bildung getrennter Arten. Alle diese vier Faktoren müssen zusammenwirkend gedacht werden, keiner darf fehlen und keiner ist ohne die anderen denkbar. — Die Amphimix ist demnach für die Artdifferenzierung völlig bedeutungslos: sie kann nur in der Weise wirken, eine Anzahl unwichtiger (keinen negativen Selektionswert**) besitzender Variationen, die entweder durch temporäre Schwankungen von Existenzbedingungen oder durch Einwirkung von räumlich nicht separierten Existenzmodifikationen bedingt sind, auszugleichen und zu verschmelzen.***) Bei Organismen, die nicht amphimixotisch sind, können sich demnach solche geringe, keinen Selektionswert besitzende Änderungen erhalten, während sie bei amphimixotischen bald wieder im Durchschnitt aufgehen. Wir haben innerhalb des Artbegriffes unter sonst gleichen Bedingungen bei nicht amphimixotischen Organismen eine grosse tatsächliche Variation, eine grössere Formenflüssigkeit zu erwarten, als bei amphioxotischen. Die Amphimixis wirkt konservierend

durch Isolierung möglich sei, bedeutungslos. — Übrigens dürfte die Bedeutung der Isolierung in dem hier gegebenen Sinne auch von WAGNER selbst nicht völlig korrekt aufgefasst sein.

*) Das ist die einzig mögliche Definition des Artbegriffes und beseitigt die Schwierigkeiten, die sich scheinbar infolge der Bastardbildungen erheben. Formen, die räumlich separiert leben, können in natürlichem Zustande nicht bastardieren: Bastarde sind entweder Kunstprodukte oder Bildungen aussergewöhnlicher, nicht normaler Verhältnisse, und derartige Möglichkeiten können an der Artbeständigkeit unter normalen Bedingungen nichts ändern. Wo, in seltenen Fällen, in der Natur noch Bastardbildungen regelmässiger vorkommen, ist der Artbildungsprozess noch nicht zum Abschluss gekommen, d. h. die Isolierung ist noch nicht vollständig durchgeführt. — Vgl. hierzu die Auffassung des Artbegriffes bei Möbius (Die Bildung, Geltung und Bezeichnung der Artbegriffe. — Zoolog. Jahrb. I. 1886).

**) „Negativer Selektionswert“ ist ein etwas ungeschickter Ausdruck: ich gebrauche ihn nur, um mich an den bekannten Begriff „Selektionswert“ anzulehnen. Wie schon oben erwähnt, ist nicht der positive Selektionswert massgebend, sondern der negative, d. h., nicht der Nutzen einer Variation, sondern deren Unzweckmässigkeit oder Schaden.

***) Über die logische Unhaltbarkeit der Auffassung der Amphimixis seitens WEISMANN, vgl. PFEFFER, Die inneren Fehler etc. 1894, p. 14 und 15.

auf das Durchschnittsmass der Merkmale, indem sie erhaltungsfähige, also nicht direkt schädliche Variationen ausgleicht.

Eine Isolierung der Formen kann in der allerverschiedensten Weise stattfinden und man braucht nicht gerade an die grösste Form, die räumliche Trennung durch unübersteigliche Hindernisse zu denken. Im Gegenteil, eine Separation wird oft schon durch scheinbar ganz geringfügige Momente durchgeführt, etwa dadurch, dass sich eine Form an eine etwas verschiedene Facies gewöhnt, als die ist, auf der die Verwandten leben, oder sie braucht nur in etwas tieferes oder flacheres Wasser zu steigen u. dergl. Gerade derartige unbedeutende Abänderungen des Aufenthaltsortes, der bionomischen Gewohnheiten, sind es, die wahrscheinlich in den meisten Fällen eine Separation einleiten, und die Gelegenheit dazu ist bei der grossen Mannigfaltigkeit, in der die Facies auftreten, bei der nahen Nachbarschaft untereinander, in der sie sich gewöhnlich finden, überall in reichstem Masse gegeben. *)

Dieses Prinzip der Separation hat für die Tiergeographie eine wichtige Folge, nämlich den Satz, dass bestimmte Arten in bestimmten isolierten Gebieten entstehen müssen: sie sind an Entstehungscentren **) gebunden.

Da die physikalischen Bedingungen auf der Erde in fortwährendem Wechsel begriffen sind, so bleiben auch die einzelnen Entstehungscentren nicht dauernd isoliert, sondern können auf verschiedene Weisen wieder mit den übrigen Teilen der Erde in Verbindung treten. Die Arten, die in isolierten Gebieten gebildet sind, suchen von dort aus jede Gelegenheit zu benutzen, um neue Gebiete zu okkupieren und wandern vom Ursprungsorte nach anderen Orten: es ist dies der Vorgang, den WAGNER als Migration bezeichnet. Selbstverständlich wird die Möglichkeit hierzu nur für solche Gebiete gegeben, für die die morphologischen Eigenschaften der betreffenden Tiere passen, d. h. die einzelnen Arten können nur solche Gebiete okkupieren, deren

*) Das Prinzip der Separation lässt sich mit Erfolg auf systematischem Gebiete anwenden, um die Artberechtigung nahe verwandter Formen zu entscheiden. Ich erinnere nur an die Decapodengattung *Gelasimus* (recte: *Uca*), deren Arten von vielen Seiten nicht für „gut“ angesehen und vielfach durcheinander geworfen werden. Ich habe (Jenaische Denkschr. VIII. 1894, p. 66—67) gezeigt, dass von vier, von mir an der Ostküste Afrikas gesammelten Arten, die von gewissen Autoren zum Teil als Varietäten angesehen werden, jede an eine scharf bestimmte Facies gebunden ist, auch wenn sie dicht nebeneinander vorkommen. Bei Lindi lebten alle vier Arten auf einem schmalen Raume, nicht breiter als etwa 200—300 m längs der Flussmündung beisammen, dennoch war auf diesem schmalen Raume eine völlige Separation derselben vorhanden.

**) Der Begriff der Entstehungscentren lässt sich logisch konsequent nur auf den Artbegriff anwenden: in der phylogenetischen Entwicklung entstanden stets nur Arten, niemals höhere Gruppen. In übertragenem Sinne lässt sich aber auch in Bezug auf letztere (Gattungen, Familien etc.) von Entstehungscentren reden, wenn man sich vorstellt, dass z. B. die Arten einer Gattung eine gemeinsame Stammform besitzen, die aber ebenfalls als in ihrer Zeit scharf definierte Art sich gezeigt haben muss. Es würde nur bei angeblich di- oder polyphyletisch entstandenen höheren Gruppenbegriffen von einem einzigen Entstehungscentrum nicht gesprochen werden dürfen: es ist aber der Begriff der polyphyletischen Entstehung an sich ein systematisch-phylogenetischer Nonsens. Der Nachweis einer polyphyletisch entstandenen Gruppe schliesst unweigerlich den anderen Nachweis in sich, dass die betreffende Gruppe in ihrer systematischen Begrenzung den Verwandtschaftsbeziehungen nicht entspricht und dass sie demnach in ihre phyletischen Bestandteile aufzulösen ist.

natürlichen Existenzbedingungen sie angepasst sind und die in diesen Bedingungen dem Entstehungscentrum gleichen. Solche Migrationen finden nun offenbar in ausgedehntem Masse statt, so dass wir in dem gegenwärtigen Zustande der geographischen Verbreitung der einzelnen Formen meist das Resultat einer ganzen Reihe von migratorischen Vorgängen vor uns haben, so dass es oft schwer oder selbst unmöglich wird, das Entstehungscentrum einer einzelnen Form festzustellen.

Die Frage nach den Entstehungscentren ist aber für die moderne Tiergeographie eine äusserst wichtige. Wir wollen gerade wissen, wie kommt eine bestimmte Tierform an einen bestimmten Ort, den sie zur Zeit bewohnt? Ist sie dort entstanden oder eingewandert? Nach diesem Gesichtspunkt lassen sich zunächst in der Fauna der einzelnen Lokalitäten zwei Kategorien unterscheiden: solche Arten, die dort entstanden sind: Autochthonen, und solche, die dorthin von anderen Orten her eingewandert sind: Immigranten. Wir können aber hierzu noch eine dritte Gruppe stellen. Da die Ursachen, welche die Migration der Tiere begünstigen, auch umgekehrt wirken können, und zwar so, dass sie früher zusammenhängende Verbreitungsgebiete trennen und in einzelne Teile zerlegen, so giebt es in bestimmten Gebieten oft einzelne Tierformen, die auf derartige frühere Verhältnisse hinweisen, die von einer früheren weiteren Verbreitung an einzelnen wenigen Punkten zurückgeblieben sind: man nennt solche Formen Relikten.*) — Die Entscheidung darüber, ob eine bestimmte Tierform als Autochthone, Immigrant oder Relikt in einem bestimmten Gebiete aufzufassen sei, liegt einzig und allein bei der Systematik und bei der durch sie ermöglichten Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse und zwar kommen hierbei solche Verhältnisse in Betracht, die bis in die äussersten Einzelheiten gehen. Gerade hier ist der Punkt, dessen Untersuchung naturgemäss der wissenschaftlichen Systematik vorbehalten ist, da andere Methoden, die Verwandtschaftsverhältnisse zu erforschen, besonders die Embryologie, hier völlig im Stich lassen, da sie niemals bis in diese speziellen Einzelheiten hinein Auskunft geben kann. Hier an dieser Stelle ist die Tiergeographie mit der Systematik nicht nur aufs engste verknüpft, sondern sogar einzig und allein auf sie angewiesen.

Die im Voranstehenden behandelten Prinzipien der Separation und Migration schliessen es keineswegs aus, dass nahe verwandte Tierformen, die man als gute Arten bezeichnen muss, oft zur Zeit an gewissen Orten unter ganz gleichen Bedingungen vorkommen: zwei nahe verwandten Formen, die sich getrennt voneinander zu besonderen Arten entwickelten, konnten später durch Migration das gleiche Gebiet okkupieren und können dort jetzt nebeneinander gefunden werden, vorausgesetzt, dass sie sich gegenseitig nicht Konkurrenz machen. Die morphologischen Differenzen derselben müssen sich alsdann aber durch Vererbung in der Weise fixiert haben, dass eine Vermischung miteinander ausgeschlossen ist. Dieser eigentlich selbstverständ-

*) Vgl. WALLACE, *Island Life* 1881, p. 66: „discontinuity a proof of antiquity“. — Schon GÜNTHER (*An introduction to the study of Fishes* 1880, p. 213—14) unterscheidet: *acient types*, *autochthont species*, and *immigrants*, während REICHENOW (*Zoolog. Jahrb. Abteil. f. System.* III. 5, 1888, p. 679) vier Gruppen aufführt: *Kosmopoliten*, *Relikten*, *endemische Formen* und *Einwanderer*. Die ersteren fallen zum Teil unter die endemischen, zum Teil unter die eingewanderten Formen.

liche Punkt verdient besonders hervorgehoben zu werden, da derartige Beispiele eventuell falsch gedeutet werden und als Gegenargument gegen das Prinzip der Separation und Migration verwendet werden könnten.

Das Gesetz der Kontinuität der Verbreitungsgebiete; Beförderung und Verhinderung der Verbreitung. — Das Prinzip der Migration besagt, wie schon oben angedeutet, dass die einzelnen Tierformen sich nur in solche Gebiete verbreiten können, die mit dem ursprünglichen Entstehungsgebiete in Zusammenhang stehen: es ist dies das Gesetz der Kontinuität des Verbreitungsgebietes. *) Dies Gesetz ist gleichsam unbewusst von systematischen Forschern vielfach angewendet, in klarer Form jedoch noch niemals ausgesprochen worden. Es ist eine bekannte Erscheinung, dass das Verbreitungsgebiet einer jeden Tierart sich aus einer Anzahl von Wohnplätzen zusammensetzt, die durch kleinere oder grössere Lücken voneinander getrennt sind: diese Lücken dürfen jedoch nicht so gross sein, dass sie nicht unter Umständen von dem betreffenden Tiere überschritten werden könnten, so dass also eine fortwährende Kommunikation der Bewohner der einzelnen Wohnplätze (Lokalitäten), an denen die betreffende Art gefunden wird, möglich ist. So lange der letztere Fall eintritt, können wir von der Kontinuität der Lebensbedingungen sprechen. Sobald aber diese Kontinuität in der Weise unterbrochen wird, dass das vorliegende Hindernis von der betreffenden Tierform nicht mehr überschritten werden kann, liegt eine Barrière vor, an der die weitere Verbreitung derselben ein Ende findet. Die Kontinuität der Lebensbedingungen wirkt also befördernd auf die Verbreitung der Tiere, die Unterbrechung derselben hindernd: beides ist also die positive und negative Seite einer Reihe von Erscheinungen, die von grösster Bedeutung für die Tiergeographie sind und die zuerst von WALLACE eingehender in seiner Lehre von den Verbreitungsmitteln und Barriären („means of dispersal and limits to the range“) **) behandelt wurden. Ich bezeichne dieselben hier als das Gesetz von der Beförderung oder Verhinderung der Verbreitung, das in seiner positiven Seite uns in einer gewissen Kontinuität der Existenzbedingungen entgegentritt, in seiner negativen in einer Diskontinuität derselben.

*) Schon WALLACE (*Island Life* 1881, p. 13 ff. u. p. 27 ff.) spricht von „overlapping and discontinuous areas of distribution“, ohne aber den wahren Wert dieses Gedankens erkannt zu haben. Er unterscheidet zwischen Kontinuität der Verbreitung der Arten, Gattungen und höheren Gruppen, was auf eine verkehrte Auffassung des Wertes der höheren systematischen Begriffe (inklusive Gattung) schliessen lässt. Nur für die Spezies ist dies Prinzip von Bedeutung, da die Spezies der einzige in der Natur gegebene systematische Begriff von einiger (aber nur bedingungsweiser) Konstanz ist. Alle höheren Begriffe sind rein konventionell (vgl. MÖBIUS, Über die Bildung und Bedeutung der Gruppenbegriffe unserer Tiersysteme. — Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Berlin 1890, p. 847). — Auch HEILPRIN (1887, p. 252 u. 258) macht gelegentlich auf die Bedeutung der Kontinuität in der Verbreitung aufmerksam. — Vgl. auch ORTMANN, *Jenaische Denkschr.* VIII. 1894, p. 70 (Kontinuität der Facies innerhalb der indopazifischen Region).

**) WALLACE, *The geographical distribution of animals*. 1876. — Unter Verbreitungsmitteln (means of dispersal) versteht WALLACE etwas anderes, als was ich weiter unten mit diesem Ausdruck bezeichne: jedoch sind „Verbreitungsmittel“, wie ich sie fasse, bei WALLACE mit einbegriffen.

Es sind besonders zwei Faktoren, die bei dieser Erscheinungsreihe mitwirken und die zuerst von PFEFFER*) scharf gegeneinander abgegrenzt wurden: ein klimatologischer und ein topographischer, denen ich als dritten einen biologischen hinzugefügt habe.**)

Wirkung klimatischer Verhältnisse auf die Verbreitung der Tiere. — Eine gleichmässige Verbreitung der Tiere innerhalb ihrer Lebensbezirke setzt vor allem voraus, dass die klimatischen Verhältnisse überall dieselben sind, da sämtliche Tiere von der Temperatur in hohem Masse abhängig sind.***) Eine Kontinuität des Klimas ist nun zur Zeit auf der Erde nicht vorhanden, sondern im allgemeinen nimmt die Höhe der Temperatur in den höheren geographischen Breiten ab. Diesen Verhältnissen hat sich nun die Organismenwelt ganz im allgemeinen angepasst und die einzelnen Formen sind stets an eine bestimmte Temperatur gebunden: Änderungen der gewohnten Verhältnisse an einem Orte bedingen für die dort lebenden Tiere die Unmöglichkeit, dort weiter zu existieren. Die Wichtigkeit der Temperaturverhältnisse verwertete zuerst DANA, er hielt aber die absolute Höhe, die die einzelnen Tiere zum mindesten nötig haben, für das Wichtigste, indem er seine Isokrymen†), Linien gleicher niederster Temperatur, konstruierte. Dass dies Prinzip nicht das richtige ist, ist wohl jetzt allgemein anerkannt und an dessen Stelle ist ein anderes Prinzip getreten: weniger die absolute Höhe der Temperatur ist es, die sich auf das Tierleben von Einfluss zeigt, sondern, da an einem und demselben Orte die Temperatur nach Tages- und Jahreszeiten schwankt, ist es wesentlich der Betrag dieser Schwankung, die Amplitude, die in Rechnung zu ziehen ist. Man hat††) nach der Anpassungsfähigkeit an das Schwanken der Temperaturverhältnisse die Tiere in stenotherme und eurytherme eingeteilt: die einzelnen Tiere richten sich zwar auch nach der absoluten Höhe der Temperatur, die durch das Jahresmittel angegeben wird, viel wichtiger aber ist es, ob an einer bestimmten Stelle bedeutende Schwankungen vorkommen oder nicht. Die stenothermen Tiere vermögen derartige bedeutende Schwankungen nicht zu ertragen, sie sind an eine mehr gleichmässige Temperatur gebunden, während die eurythermen Tiere von oft bedeutendem Wechsel nicht affiziert werden.

Untersuchen wir, wie sich auf der Erde die klimatischen Verhältnisse in Bezug auf den Betrag der Schwankungen gestalten, so können wir ganz im allgemeinen zuerst auf den fundamentalen Unterschied zwischen kontinentalen und marinen Temperaturverhältnissen aufmerksam machen. Die Temperaturverhältnisse über den Landmassen zeichnen sich durch hohe Amplituden der Schwankungen aus, während die

*) PFEFFER, Versuch über die erdgeschichtliche Entwicklung etc. 1891.

**) ORTMANN, A study of the systematic and geographical distribution of the Decapod family Atyidae. — Proceed. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1894, p. 416.

***) Vgl. WALTHER, Bionomie, p. 49 ff.

†) DANA, U. S. Explor. Exped. Zoophytes. 1848.

††) Zuerst MÖBIUS (Rede auf der Naturforscherversammlung zu Hamburg 1876). Siehe bei SEMPER, Existenzbedingungen der Tiere I. p. 127 und die englische Übersetzung: Animal life as affected by the natural conditions of existence. — The international scientific series 1881, p. 101. Anmerkung 32. — Vgl. ferner: WALTHER, Bionomie p. 50 u. 55 f.

Oberflächentemperaturen der See eine grössere Gleichmässigkeit zeigen, bedingt durch die grössere Wärmekapazität des Wassers. Die grossen Kontinente stehen demgemäss alle in dieser Beziehung, im Vergleich zum Meere, unter ähnlichen Verhältnissen: fast überall (mit Ausnahme äquatorialer Küstengebiete) giebt es starke Extreme*) und es ist dieser Umstand wahrscheinlich ein wichtiger Faktor, der die geographische Verbreitung der terrestrischen Tiere beeinflusst. Da die letzteren durchweg an bedeutende Schwankungen gewöhnt sind (also eurytherm sind), richtet sich ihre Verbreitung weniger nach derartigen klimatischen Differenzen, so dass die topographischen Faktoren bei der Verbreitung terrestrischer Tiere in ihrer Wirkung die klimatischen übertreffen. Es ist nicht zu bezweifeln, dass die Warmblütigkeit so vieler terrestrischer Tiere mit der Anpassung an die bedeutenden Temperaturschwankungen des Kontinentals, denen sie ausgesetzt sind, in Zusammenhang steht.

Anders liegt die Sache bei den marinen Tieren, die wesentlich zu den „wechselwarmen“**) gehören. Die Temperaturschwankungen der Ozeane sind zunächst im allgemeinen nicht so bedeutend, wie die der Kontinente und andererseits ist der Betrag dieser Schwankungen in den verschiedenen geographischen Breiten ein sehr verschiedener, so dass sich diese Unterschiede bei der marinen Tierwelt in viel bedeutenderem Masse bemerkbar machen. Leider sind die Untersuchungen der hier in Frage kommenden Verhältnisse so gering an Zahl, dass wir zur Zeit nur wenige allgemeine Bemerkungen machen können. Nach BOGUSLAWSKI***) betragen die jährlichen Schwankungen der Temperatur des Oberflächenwassers im äquatorialen Teil des Atlantischen Ozeans zwischen 10° n. Br. und 10° s. Br. nur 2,4° C., während im Nord-Atlantic†), zwischen 30° und 52° n. Br. dieselbe Grösse schon 7,2° C. beträgt. Diese Zahlen beziehen sich aber auf die offene See, an den Küsten hat man andere Verhältnisse, jedenfalls schärfer ausgesprochene Differenzen zu erwarten. Mir ist zur Zeit aus dem Atlantic nur eine exakte Angabe bekannt, die für Küstengewässer vorliegt: nach KARSTEN††) schwankt die Temperatur des Oberflächenwassers in der Deutschen Bucht der Nordsee zwischen 1° C. im März und 17° C. im August, also um 16° C. Demgegenüber steht eine etwas weniger genaue Angabe für polare Gewässer, die ich bei WALTHER†††) finde: bei Spitzbergen, in ca. 80° n. Br., ist die grösstmögliche Schwankung (nach KÜKENTHAL's Beobachtungen) wieder nur 6,2° C. Ausgedehntere Untersuchungen über diese Verhältnisse liegen nicht vor. Nimmt man aber die wenigen vorliegenden Thatsachen als beweisend an, so ergibt sich, dass in den äquatorialen Teilen der Ozeane eine fast gleichmässige Temperatur herrscht, die nur geringen Schwankungen unterworfen ist, dass diese Schwankungen mit der Breite zunehmen,

*) Vgl. hierzu die Karte von SUPAN: Die Verteilung der jährlichen Wärmeschwankungen auf der Erdoberfläche. — Zeitschr. f. wissensch. Geographie I. 4. 1880. pl. 5.

**) Vgl. WALTHER, Bionomie p. 50.

***) BOGUSLAWSKI, Ozeanographie 1884, p. 229.

†) Ibid. p. 231.

††) KARSTEN, in: Vierter Ber. Commiss. wissensch. Untersuch. Deutsch. Meere. 7.—11. Jahrg. 1884, p. 59.

†††) Bionomie, p. 52.

irgendwo in gemässigten Breiten ihr Maximum erreichen, um dann wieder in den höchsten Breiten, den Polargegenden, auf ein geringeres Mass zu sinken. Dieser äusserst wichtige Satz, dessen exakte experimentelle Begründung noch zu liefern ist*), lässt sich jedoch auch aus den Insulationsverhältnissen und aus der physikalischen Eigenschaft des Wassers, sich nur bis zu einem bestimmten Punkt abkühlen zu können, ohne zu gefrieren, theoretisch ableiten. In den äquatorialen Gegenden der Erde wird durch die im Laufe des Jahres sich nur unwesentlich ändernde Insolation das Wasser der Meeresoberfläche auf einer gleichmässigen Höhe der Temperatur erhalten, weiter nach den Polen zu machen sich die Unterschiede der Jahreszeiten, stärkere Erwärmung im Sommer und stärkere Abkühlung im Winter, bemerkbar. Die Differenz zwischen diesen Extremen erreicht ihren höchsten Wert irgendwo, vielleicht dort, wo die stärkste Abkühlung eben bis zur Eisbildung führt. Von da an aber wird in noch höheren Breiten das Minimum der Wassertemperatur dasselbe bleiben, d. h. sich nahe am Gefrierpunkt halten, während das Maximum, die durch die sommerliche Erwärmung verursachte Temperaturerhöhung, geringer wird. Die Differenz zwischen Maximum und Minimum, die Amplitude der Schwankung, wird also abnehmen.

Wie gesagt, fehlen uns zur Zeit ausgedehntere exakte Beobachtungen, die diese Verhältnisse betreffen.***) Es ist aber durchaus nicht anzunehmen, dass die thatsächlichen Verhältnisse so einfach liegen, wie sie nach der theoretischen Erwägung sich darstellen: es wirken noch eine Reihe anderer Faktoren mit, die die allgemeinen Erscheinungen bedeutend modifizieren können.***) Zunächst ist darauf hinzuweisen,

*) Einige vereinzelte Beobachtungen scheinen jedoch schon jetzt diesen Satz zu bestätigen. Nach MOHN (Die norwegische Nordmeerexpedition. — Petermann's geograph. Mitteil. Ergänzungsheft 63. 1880, p. 14) betragen die jährlichen Schwankungen der Oberflächentemperaturen auf einer Linie von Norwegen nach Island: 7—10° C., auf einer mehr nördlichen Linie, von Norwegen nach Jan Mayen: 5—9° C., und noch weiter nördlich, auf einer von Norwegen nach Grönland gezogenen Linie: 2—7° C. Es ist dies wohl ein einwandfreier experimenteller Beweis für den Satz, dass die Amplitude der Schwankung von einem gewissen Punkt an nach Norden abnimmt.

Auch im Nord-Pacific, in der Bering-See und Nachbarschaft, sind ähnliche bedeutende Schwankungen vorhanden, die mit den gleichmässigen Verhältnissen der tropischen Meere kontrastieren: DALL (Hydrologie des Beringmeeres und der benachbarten Gewässer — Peterm. geogr. Mitteil. Bd. 27. 10. 1881, p. 364) führt von den Aleuten 9°, von Unalaska 10°, von der St. Paul-Insel ca. 8°, von St. Michael 13° C. als jährlichen Schwankungsbetrag des Oberflächenwassers an. Nördlich der Beringstrasse wird diese Amplitude offenbar geringer, besonders deshalb, weil verschiedene Faktoren, die in der Beringsee eine sommerliche Erwärmung begünstigen, fehlen. (Die Kuro-Siwo beeinflusst weder die Beringsee, noch viel weniger den nördlich davon gelegenen Teil des arktischen Oceans, vgl. ibid. p. 373—74.)

**) Es wäre sehr wünschenswert, wenn wir diese Verhältnisse kartographisch dargestellt erhielten, etwa in der Weise, wie es SUPAN (Die Verteilung der jährlichen Wärmeschwankungen auf der Erdoberfläche. — Zeitschr. f. wiss. Geograph. I. 4. 1880, pl. 5) für die Lufttemperaturen gethan hat, indem er Isotalantosen, Linien gleicher Amplitude, konstruierte. Solche Isotalantosen der Meeresoberfläche würden voraussichtlich ein anderes Bild geben, als die der Lufttemperaturen über den Kontinenten, besonders würden, ausser dem äquatorialen, sich polare Minima ergeben. Dass letztere möglicherweise auch bei den Lufttemperaturen vorhanden sind, deutet SUPAN schon (p. 156) für die Südhemisphäre an.

***) So giebt es bestimmte Stellen im Meere, wo der Betrag der Schwankung ein besonders hoher ist. WHARTON (Geograph. Journ. London Sept. 1894, p. 252 ff.) führt folgende an: 1. Nova Scotia und Newfoundland, 2. südlich vom Kap der g. H.

dass die Verhältnisse an der Oberfläche des Meeres sich anders gestalten werden, als in einiger Tiefe und ferner, dass der Einfluss der Küsten auf die litoralen Gewässer im Gegensatz zur Hochsee sich geltend machen wird. Dazu kommen noch durch die Meeresströme verursachte Verschiebungen der normalen Bedingungen. Jedenfalls steht aber jetzt schon soviel fest, dass Temperaturschwankungen im Meere sich besonders in den oberen Schichten, die dem direkten Einfluss der Sonne ausgesetzt sind, zeigen werden, also vorwiegend im Litoral und Pelagial. Mit der zunehmenden Tiefe nehmen dieselben ab und werden im abysalen Lebensbezirk auf ein Minimum reduziert, die Tiefsee besitzt bekanntlich eine sehr konstante niedrige Temperatur und demgemäss sind in ihr klimatische Einwirkungen auf die Verbreitung der Tiere nicht zu erwarten. Was schliesslich den fluvialen Lebensbezirk anbetrifft, so haben wir in ihm offenbar ähnliche Bedingungen zu erwarten, wie im Litoral, aber jedenfalls sind die Temperaturschwankungen hier noch schärfer ausgeprägt, da die Temperaturverhältnisse des Kontinentals, die so bedeutendem Wechsel unterworfen sind, auf die in ihm liegenden Süsswasseransammlungen ganz erheblich einwirken müssen. Da die Organismen des Fluvials im wesentlichen wechselwarme sind, so wird der Unterschied von eurythermen und stenothermen Tieren sich hier sehr scharf ausprägen und in ihrer Verbreitung wird sich der Unterschied der klimatischen Verhältnisse sehr bemerklich machen.

Wirkungen der topographischen Verhältnisse auf die Verbreitung der Tiere. Kombination des klimatischen und topographischen Prinzipes. — In der Verbreitung der Tiere haben wir in zahlreichen Fällen die Erscheinung zu konstatieren, dass Gebiete, die unter analogen klimatischen Verhältnissen sich befinden, eine verschiedene Bevölkerung aufweisen. Für solche Fälle wird vielfach eine Unterbrechung der Kontinuität der Existenzbedingungen durch topographische Faktoren herbeigeführt. Die räumliche Kontinuität der Lebensbezirke ist für jeden eine andere. Das Kontinental setzt sich aus einer Anzahl räumlich vollkommen voneinander getrennter Landmassen zusammen, die sich auf der nördlichen Halbkugel zwar recht nahe kommen, aber doch stets noch durch Meeresteile getrennt bleiben. Dieser Charakter des terrestrischen Lebensbezirkes ist ein fundamentaler, und er musste in den getrennten Landmassen eine verschiedenartige Entwicklung der Tierwelt bedingen. Diese topographischen Unterschiede sind für diesen Lebensbezirk so bedeutsam geworden, dass sie, wie oben erwähnt, die klimatischen Differenzen mit ihren Wirkungen zum guten Teil in den Hintergrund drängen konnten. Weitere topographische Momente, die die Verteilung der terrestrischen Tiere beeinflussen, liegen in der Kontinuität und Diskontinuität der Facies: ich gehe hier nicht näher auf diese ein, da gerade sie schon von anderen Autoren*) vorwiegend besprochen wurden.

Der Lebensbezirk des Süsswassers schliesst sich in topographischer Beziehung an den terrestrischen an, die topographische Isolierung ein-

(14° C. Differenz), 3. südöstlich vom Rio de la Plata, 4. nahe der Nordostküste von Japan.

*) Z. B. von WALLACE, The geograph. distrib. etc. 1876, p. 12 ff. u. 35 ff.

zelter Teile desselben geht aber hier noch viel weiter, so dass sich dieser Lebensbezirk aus einer grossen Anzahl von topographisch voneinander getrennten Partien zusammensetzt, deren jede im allgemeinen durch ein selbständiges Flussgebiet bezeichnet wird. Die Grenzen dieser einzelnen Gebiete durchdringen sich aber vielfach in der verwickeltesten Weise, die Unterbrechungen sind oft auf einen so kleinen Raum beschränkt, dass sie von den Bewohnern dieses Lebensbezirkes in vielen Fällen überschritten werden können: aber immer bleiben topographische Grenzen ein sehr wichtiges Prinzip, das die Verbreitung der Süsswasserorganismen regelt und das sich mit dem klimatischen Prinzip in sehr eigentümlicher Weise kombiniert. Selbstverständlich treten hier auch topographische Grenzen auf, die durch den Wechsel der Facies gegeben werden.

Diesen beiden Lebensbezirken, die infolge ihrer äusseren Umrisse, die mit dem allgemeinen Bau der Erdoberfläche in Zusammenhang stehen, eine reiche topographische Gliederung zeigen, stehen die marinen Lebensbezirke gegenüber, die sich durch eine mehr oder minder vollkommene Kontinuität auszeichnen, was ihre horizontale Ausdehnung und ihren äusseren Umriss anbetrifft. Am geringsten noch ist die Kontinuität des Litorals entwickelt, jedoch steht auch dieser Bezirk in seiner Hauptausdehnung längs der Küsten der Kontinente in ununterbrochenem Zusammenhang und zwar wird dieser Zusammenhang wesentlich auf der nördlichen Halbkugel, durch die flachen Meeresteile der Bering-See hergestellt. Andere Teile des Litorals, besonders die den Archipelen sich anlagernden, sind zwar topographisch von dem kontinuierlichen Hauptteil getrennt: diese Trennungen sind aber, mit wenigen Ausnahmen, nur unbedeutende. Bei dem abyssalen und pelagischen Lebensbezirk ist die Kontinuität eine vollkommene, an keiner Stelle der Erde sind besondere Teile dieser beiden Bezirke von anderen topographisch getrennt, sondern überall stehen dieselben in direkter Verbindung.

Trotzdem können wir im Litoral sowohl als auch im Pelagial topographisch getrennte Partien unterscheiden, jedoch ist die Möglichkeit einer solchen Trennung erst gegeben, wenn wir uns die klimatischen Differenzen zusammenwirkend denken mit der topographischen Bildung der Erdoberfläche. Die Kontinente nähern sich in hohen nördlichen geographischen Breiten bis auf geringe Entfernungen, während sie auf der Südhemisphäre sich voneinander entfernen: dadurch dass nun einerseits gerade an der Stelle der grössten Annäherung der Kontinente, dort wo die topographische Verbindung des Litorals hergestellt wird, und andererseits dort, wo der pelagische Lebensbezirk seine breitesten Verbindungen hat, nämlich um die Südspitzen der Kontinente herum, eine Verschiedenheit der Temperaturbedingungen vorhanden ist, die diese topographischen Verbindungen für die an tropisches Klima gewöhnten Organismen unpassierbar macht, wird eine wichtige topographische Trennung dieser beiden Lebensbezirke innerhalb der Tropen herbeigeführt. Die tropischen Teile des Litorals werden von vier grossen Abteilungen gebildet, je einer an der West- und Ostküste der beiden grossen Landmassen der alten und neuen Welt, so dass diese beiden Hauptlandmassen, die sich von Norden nach Süden durch den ganzen Tropengürtel hindurch erstrecken und ferner in gleicher Weise die beiden grossen Wasserflächen des Atlantischen und Pacifischen Oceans für den litoralen Bezirk innerhalb der warmen

Zone die wesentlichsten topographischen Unterbrechungen der Kontinuität bedeuten. Der pelagische Lebensbezirk wird nur in zwei Abteilungen zerlegt, in die atlantische und die indo-pacifische Wasseroberfläche, die topographisch durch jene beiden Hauptlandmassen getrennt sind. Es ist als sehr wichtiges Moment hervorzuheben, dass diese topographische Trennung der tropischen Teile dieser beiden Lebensbezirke erst ermöglicht wird durch eine klimatische Differenzierung der circumpolaren Teile derselben. Der abyssale Lebensbezirk, der von einer derartigen klimatischen Differenzierung nicht betroffen ist, hat eine derartige allgemeine topographische Trennung nicht erfahren.

In zweiter Linie kommen als topographische Unterbrechungen der Kontinuität bei dem litoralen und abyssalen Bezirk die Verschiedenheiten der Faciesverhältnisse in Betracht. Im allgemeinen weist die horizontale Verbreitung der Facies eine grosse Mannigfaltigkeit auf, zahlreiche Unterbrechungen sind vorhanden, die aber meist, besonders im Litoral, nur auf kurze Strecken eintreten. Oft gehen die Facies auf weite Strecken nebeneinander her und wechseln anderseits häufig auf kurzen Strecken wiederholt.*) Derartige geringfügige Unterbrechungen werden meistens für die Verbreitung der Organismen keine unübersteiglichen Grenzen abgeben. Jedoch einzelne Facies sind bisweilen an ganz bestimmte Grenzen gebunden und es können dann durch ihr Verschwinden tiergeographische Hindernisse entstehen: derartige Fälle bedürfen aber noch ins einzelne gehender Untersuchungen und es ist zur Zeit bei der Vernachlässigung, die die bionomischen Verhältnisse erfahren haben, nicht möglich, genauer auf die Verbreitung der Facies und die dadurch eventuell herbeigeführten Verbreitungseigentümlichkeiten der Tierwelt einzugehen.

Wirkungen biologischer (biocönotischer) Verhältnisse auf die Verbreitung der Tiere. — Da der Prozess der Migration ununterbrochen von den verschiedensten Punkten aus erfolgen kann, da ein fortwährendes Bestreben der einzelnen Arten vorhanden ist, ihr Verbreitungsgebiet durch die ihnen zu Gebote stehenden Verbreitungsmittel auszu dehnen, so muss sehr häufig der Fall eintreten, dass ein bestimmtes Gebiet von verschiedenen Seiten her von Immigranten heimgesucht wird und häufig wird es der Fall sein, dass diese sich nicht zusammen vertragen können. Wenn bei der dadurch entstehenden Konkurrenz gewisse Formen im Vorteil sind vor anderen, so können wir dann für die letzteren davon sprechen, dass biologische Hindernisse ihrer Verbreitung im Wege stehen. Derselbe Fall tritt ein, wenn überhaupt irgend ein Einwanderer in fremdes Gebiet daselbst wegen der Konkurrenz anderer, bereits vorhandener Formen keinen festen Fuss fassen kann. Derartige Fälle kommen jedenfalls viel häufiger vor, als uns bekannt sind und haben ihre Ursache in den verschiedenartigen Beziehungen, in denen die meisten Organismen zu anderen stehen. Es tritt hier gerade das Verhältnis ein, das wir als Kampf ums Dasein, in seiner schärfsten Form, zu bezeichnen pflegen. Anderseits sind viele Tiere in ihrer Existenz so sehr abhängig von anderen, dass sie ihr Verbreitungsgebiet nur unter der Annahme ausdehnen können, dass die zu ihrer Existenz notwendigen anderen Organismen ebenfalls die neuen Gebiete

*) Vgl. ORTMANN, Jenaische Denkschrift. VIII. 1894, p. 70.

besetzen: es folgt also häufig der Einwanderung gewisser Tiere in ein bestimmtes Gebiet eine weitere von anderen, die von den ersteren in biologischer Abhängigkeit stehen. Wo die Tiergesellschaft (Biocönose)*) innerhalb eines Lebensbezirkes eine Kontinuität zeigt, liegt für manche Tiere eine Verbreitungsbeförderung vor, wo die Biocönose wesentlich unterbrochen wird, findet sich ein Verbreitungshindernis. Auch auf diesem Gebiete mangeln uns noch sehr exakte Beobachtungen.**)

Verbreitungsmittel der Tiere. — Im Voranstehenden ist mehrmals erwähnt worden, dass gewisse Unterbrechungen der Kontinuität, besonders der topographischen Verhältnisse, wenn sie nicht auf grössere Strecken hin erfolgen, von den Organismen überwunden werden können: dieselben vermögen Gebiete, deren physikalische Bedingungen ihnen nicht zusagen, auf verschiedene Weisen zu überschreiten und die Mittel, deren sie sich dazu bedienen, sind besonders von den Tiergeographen seit WALLACE studiert worden. Im wesentlichen kann man aktive und passive Verbreitungsmittel unterscheiden, je nachdem die betreffenden Formen in ihren aktiven Bewegungsorganen Mittel besitzen, Schranken zu überwinden, oder nachdem sie passiv, durch Wind, Strömung und andere, mehr zufällige, Transportmittel verbreitet werden. Da dieselben Verhältnisse schon von anderen Seiten eingehend behandelt sind, begnüge ich mich hier damit, auf die betreffende Litteratur hinzuweisen.***) Ein Punkt verdient aber ganz besonders hervorgehoben zu werden. Da die Verbreitungsmittel jeder einzelnen Tiergruppe anderer Art sind, so ist es eine unausbleibliche Folge, dass jede sich auch in ihrer thatsächlichen Verbreitung verschieden verhält: was für eine Gruppe eine Beförderung der Verbreitung bedeutet, kann unter Umständen für andere ein Hindernis werden. Ein weiteres sehr wichtiges Faktum ist es, dass viele Tiere in verschiedenen Lebensaltern andere Verbreitungsmittel besitzen. Ich denke hier besonders an die freischwimmenden Larvenformen benthonischer Tiere, durch die geradezu oft erst eine weitere Verbreitung ermöglicht wird: vielfach sind solche Larvenformen sogar an einen anderen Lebensbezirk angepasst, als die erwachsenen Tiere. Solche Fälle bedürfen einer eingehenden Prüfung und sind oft die wesentlichsten Punkte, auf die es bei der Migration ankommt. Aus diesen Gründen ist es selbstverständlich, dass sich nicht für alle Tiergruppen gleichmässig gültige Schemata der Verbreitung aufstellen lassen und dass die Versuche früherer Tiergeographen, eine Einteilung der Erde in tiergeographische Regionen zu entwerfen, die für alle Tiere gelten soll, ein ganz vergebliches Unternehmen war. Jede einzelne Tiergruppe muss bei der Untersuchung ihrer Verbreitungsgesetze besonders behandelt werden und oft wird es sich ergeben, dass innerhalb einer beliebigen systematischen Gruppe, mag sie grösser

*) Vgl. MÖBIUS, Die Auster und die Austernwirtschaft. Berlin 1877, p. 72 und: Bildung, Geltung und Bezeichnung der Artbegriffe. — Zoolog. Jahrb. I. 1886, p. 9 (separat). Anmerkung.

**) Sehr schön sind die Ausführungen von BRAUER über Polartiere (Zoolog. Jahrb. III. 2. 1888, p. 256–271)

***) Vgl. WALLACE, The geograph. distrib. anim. 1876, p. 14–34. — SEMPER, Animal life as affected etc. 1881, p. 276–306. — HEILPRIN, l. c. 1887, p. 41–54. — TROUESSART, l. c. 1890, p. 146–159. — WALTHER, Bionomie 1893, p. 187–192. — Eine neuere Spezialarbeit ist: Kew, The dispersal of shells. — Internat. Scientif. Series. LXXV. London 1893.

oder kleiner sein, sich erhebliche Differenzen ergeben. Es können naturgemäss auch nur solche Tiere und Tiergruppen zusammengefasst und gemeinsam behandelt werden, die unter gleichen allgemeinen Existenzbedingungen, also vornehmlich im gleichen Lebensbezirk, vorkommen, die von den Verschiedenheiten der Existenzbedingungen gleichmässig beeinflusst werden und die im wesentlichen gleiche Verbreitungsmittel besitzen. Jeder Versuch, in diesen Beziehungen sich verschieden verhaltende Tiergruppen gemeinsam behandeln, oder auch nur, solche mit einander vergleichen zu wollen, muss von anfang an als verfehlt bezeichnet werden. Man hat zwar schon frühzeitig die grundverschiedenen Erscheinungen der Verbreitung von terrestrischen und marinen Tieren erkannt, aber, wie wir gesehen haben, genügt diese Unterscheidung durchaus nicht. Der eben erwähnte Fehler ist einer der hauptsächlichsten, die die Bestrebungen der bisherigen Tiergeographie benachteiligt haben und besonders bei der marinen Tiergeographie hat er bisher jeden gedeihlichen Fortschritt verhindert. *)

*) Noch in allerneuester Zeit steht u. a. TROUËSSART für die Gesamtheit der marinen Tierwelt auf dem erwähnten verkehrten Standpunkt, indem er (l. c. p. 151) ausdrücklich sagt: „Tous les autres Invertébrés (dont il nous reste à parler) sont des animaux marins dont la répartition est soumise aux mêmes lois que celle des Poissons, des Mollusques et des Crustacés marins. Tels sont les Tuniciers, les Bryozoaires, les Brachiopodes, la plupart des Annélides, les Echinodermes, les Coelentères et les Protozoaires.“

Kapitel IV.

Die marinen tiergeographischen Regionen.

Methode. — Wenn wir im folgenden die marinen tiergeographischen Regionen konstruieren wollen, so müssen wir uns vor allen Dingen darüber klar werden, dass wir aus den am Schlusse des vorigen Kapitels angegebenen Gründen von jeder speziellen Tiergruppe abstrahieren müssen. Wir dürfen nicht die thatsächliche Verbreitung einer oder mehrerer Gruppen zur Grundlage unserer Ausführungen machen, da sonst mancherlei Spezialeigentümlichkeiten derselben unser Resultat beeinflussen könnten, sondern wir müssen uns nur auf die physikalischen Bedingungen, die auf der Erdoberfläche herrschen, und die für die Verbreitung der Tiere massgebend sind, stützen und nach diesen allgemeinen Verhältnissen bestimmte Teile der Erdoberfläche als Regionen voneinander unterscheiden, die je wesentlich unter denselben Bedingungen stehen und durch physikalische Grenzen voneinander geschieden sind. Eine zweite Frage, die dann später zu lösen ist, ist die: wie verhalten sich bestimmte Tiergruppen diesen Regionen gegenüber, lassen sie sich durch dieselben physikalischen Ursachen in ihrer Verbreitung bestimmen oder besitzen sie Mittel und Wege, die der Verbreitung im allgemeinen gesteckten Grenzen zu überwinden?

Diese Behandlungsweise empfiehlt sich noch aus einem anderen Grunde. Der bisher ganz allgemein eingeschlagene Weg, aus der statistischen Zusammenstellung der empirischen Thatsachen der Verbreitung der einzelnen Tiere die allgemeinen Gesetze herzuleiten, würde jedenfalls auch ans Ziel führen, wenn das vorliegende Thatsachenmaterial ein vollständiges wäre. Leider ist nun aber unsere Kenntnis sowohl der wissenschaftlichen Systematik und der Verwandtschaftsbeziehungen, als auch der einzelnen Thatsachen der gegenwärtigen geographischen Verbreitung (des chorologischen Materials) eine überaus lückenhafte. Fortwährend werden neue Tierformen beschrieben, über viele Tiergruppen besitzen wir einzig und allein nur ganz künstliche Systeme, die den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen geradezu Hohn sprechen, bei anderen Tiergruppen haben wir so unvollkommene Kenntnisse der thatsächlichen Verbreitung, besonders der genaueren

Verbreitungsgrenzen, dass es wirklich unmöglich ist, vielleicht nur mit Ausnahme einiger wenigen Gruppen, auf Grund des empirischen Materials an eine verallgemeinernde Untersuchung zu gehen.

Ich schlage demnach den oben angedeuteten anderen Weg ein und suche tiergeographische marine Regionen nach den hauptsächlich physikalischen Bedingungen zu konstruieren, die für die Verbreitung der Tiere von Bedeutung sind. Selbstverständlich kann eine Einteilung in solche Regionen nur nach grossen Hauptzügen entworfen werden, da jede Einteilung, die mehr ins einzelne geht, wegen der doch notwendigen späteren Einzelbetrachtung der verschiedenen Formen überflüssig ist. Andererseits ist es aber eine logische Folge, dass diese nach allgemeinen Gesetzen entworfenen Regionen sich bei den einzelnen bezüglichen Tierklassen in ihrer Wirkung wieder konstatieren lassen müssen, wenn anders die Grundprinzipien, nach denen sie entworfen sind, wirklich auf die Verbreitung der Tiere Einfluss haben. Haben wir nach solchen allgemeinen physikalischen Gesetzen Regionen konstruiert, so muss sich hier die Spezialforschung anschliessen. Wir müssen die Beziehungen jeder einzelnen Tiergruppe und jeder Tierart zu den allgemeinen Verbreitungsgesetzen untersuchen, und es ist somit die Aufgabe der wissenschaftlichen Tiergeographie, die Frage zu lösen: wie verhalten sich die einzelnen Tiere zu den allgemeinen Gesetzen, zeigen sie noch bestimmte spezielle Eigentümlichkeiten und worin sind diese begründet? Unter gegebenen Umständen wird man häufig für kleinere Tiergruppen, für Tiergenossenschaften, weitere ins einzelne gehende Spezialgesetze auffinden können: aber jedenfalls ist der Grundsatz festzuhalten, dass, je mehr und je engere Gebiete wir unterscheiden, um so weniger diese letzteren allgemeine Gültigkeit haben. Die einfache Zusammenstellung von Verbreitungsthatssachen und den Versuch, diese nach ihren äusserlichen Ähnlichkeiten zu gruppieren, kann ich nicht für wissenschaftliche Tiergeographie ansehen.

Nach den oben gegebenen Ausführungen müssen wir bei der Feststellung allgemeiner Verbreitungsgebiete jeden Lebensbezirk besonders betrachten, da sich in jedem derselben die physikalischen Existenzbedingungen grundverschieden verhalten.

Die physikalischen Regionen des litoralen Lebensbezirkes.
— Wir haben oben den litoralen Lebensbezirk definiert und gesehen, dass seine wesentlichen Charaktere drei sind: 1. Vorhandensein von Licht, 2. Vorhandensein eines Substrates, 3. das Medium ist Wasser und zwar Seewasser. Zu diesen primären Charakteren kommen nun ferner noch sekundäre, die sich aus gewissen Eigentümlichkeiten der räumlichen Lagerung dieses Bezirkes ergeben. Zunächst ist festzuhalten, dass derselbe im wesentlichen den Küsten der Kontinente folgt und sich räumlich nur über einen den Küsten unmittelbar anliegenden Teil des Meeres erstreckt: seine Grenze wird meerwärts durch die Neigung bestimmt, in der der Meeresgrund zur Tiefe abfällt und zwar bildet die Wassertiefe, bis zu der das Tageslicht eindringt, diese Grenze. *) Ferner

*) Bis ungefähr 400 m: in der Karte habe ich die 100-Fadenlinie angenommen, aber nur aus dem äusseren Grunde, weil mir das Material zur Konstruktion einer 400-Meterlinie nicht vorliegt. Durch diese Ungenauigkeit wird aber kaum eine

finden sich Litoralgebiete um jede oceanische Insel oder Inselgruppe. Das enge Anschmiegen des Litorals an das Festland hat zur Folge, dass der wechselnde Charakter des Festlandes auf das Litoral in der Weise einwirkt, dass auch in letzterem, besonders was die Facies anbelangt, ähnliche Mannigfaltigkeit herrscht: der ganze Lebensbezirk zeichnet sich durch einen grossen Wechsel der Existenzbedingungen aus, der auch durch eine Reihe anderer Ursachen mitbestimmt wird. Wir haben vor allem das Vorhandensein von reichlicher Vegetation zu konstatieren, die je nach den für sie massgebenden Bedingungen verschieden ist, dann einen häufigen Wechsel des Mediums, teils in der Bewegung des Wassers (Ebbe, Flut, Brandung, Strömung) begründet, teils in dem Schwanken des Salzgehaltes desselben liegend. Ferner sind in diesem Lebensbezirk die Temperaturverhältnisse grösserem Wechsel unterworfen, als in den anderen marinen Bezirken. Aus diesen Gründen ist es von vornherein anzunehmen, dass sich gerade im Litoral die mannigfachsten Existenzbedingungen zeigen und dass ihre Einwirkung auf das Tierleben sich am schärfsten ausspricht.

Die wichtigsten Verhältnisse, die auf das Litoral einwirken, sind die Klimadifferenzen der Erde.*) Vom Äquator gegen die Pole zu finden sich auf der Erde bedeutende Unterschiede in den Temperaturverhältnissen, die sich für das Meer, wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, im allgemeinen derart charakterisieren lassen, dass in äquatorialen Gegenden die Temperatur mehr gleichmässig warm ist, dass sie weiter polwärts sich durch Zunehmen der Schwankung und Abnehmen der Durchschnittshöhe unterscheidet, um dann noch näher den Polen wieder mehr gleichmässig aber kalt zu werden. Diese Verhältnisse bedingen eine wichtige klimatische Grenze: diejenigen Organismen, die an gleichmässig warmes Klima gewöhnt sind, können sich polwärts nicht in Gebiete ausbreiten, die bedeutenden Schwankungen ausgesetzt sind und anderseits, Tiere, die in den letzteren existieren sollen, müssen starke Temperaturextreme ertragen können, müssen eurhythm sein. Da im allgemeinen die Temperaturverhältnisse sich polwärts allmählich ändern, kann diese klimatische Grenze unter normalen Verhältnissen nicht scharf sein: es muss sich eine Übergangszone**) finden. Gehen wir noch weiter polwärts, wo sich die Amplitude der Schwankung verringert, das Mittel aber niedriger liegt wie in den Tropen, so ist leicht einzusehen dass die Anpassung von Tieren, die an gleichmässig warmes Klima gewöhnt sind, an bedeutende Schwankungen, viel tiefer eingreifende morphologische Änderungen im Gefolge haben muss, als die Anpassung von Tieren, die an starke Extreme gewöhnt sind, an dieses gleichmässig kühle Klima. Die Existenzbedingungen werden weiter polwärts gleichmässiger und damit günstiger und erfordern keine tiefgreifenden morphologischen Änderungen. Infolgedessen ist es sehr wohl denkbar, dass Organismen der gemässigten Gegenden sich verhältnismässig leicht und ohne

wesentliche Änderung in der äusseren Begrenzung des Litorals verursacht und ausserdem kommt es mir nur auf eine ungefähre Begrenzung des Litorals an, da der Übergang zur Tiefsee nur ein allmählicher sein kann und die Tiefen um 400 m herum sicher schon den Übergangsschichten angehören.

*) Vgl. PFEFFER, Versuch über die erdgeschichtliche Entwicklung etc. 1891, ORTMANN, Jenaische Denkschriften VIII. 1894, p. 74, 76 und WALTHER, Bionomie p. 55.

**) Schon HEILPRIN führt praktisch Übergangsgebiete ein.

grosse Umgestaltung an polares Klima gewöhnen und selbst in diesem für ihr Fortbestehen günstigere Bedingungen finden können: es gilt dies wohlgemerkt nur für marine Tiere.*) Aus diesen Erwägungen folgt ein sehr wichtiger Schluss, nämlich der, dass der Übergang vom gemässigten zum polaren Klima keine so durchgreifende klimatische Grenze bildet, wie der Übergang vom tropischen zum gemässigten Klima, mit anderen Worten: wir haben die hauptsächlichste klimatische Grenze dort zu ziehen, wo der Betrag der jährlichen Temperaturschwankung so gross wird, dass an gleichmässig warme Temperatur gewöhnte tropische Organismen nicht mehr existieren können; die weitere Abnahme der Durchschnittstemperatur noch weiter polwärts ist, weil mit einer Abnahme der Amplitude der Schwankung verbunden, nicht als klimatische Grenze ersten Ranges anzusehen.

Wir kommen jetzt zu der Erörterung der Frage, wo sich die eben definierte Grenze, beziehungsweise das Grenzgebiet, auf der Karte festsetzen lässt. Leider liegen, wie schon oben erwähnt, so gut wie gar keine exakten Beobachtungen über die hier in Frage kommenden Temperaturverhältnisse der litoralen Meeresgewässer vor. Andererseits sind jedoch an einigen der hier beteiligten Stellen der Erdoberfläche eigentümliche Verhältnisse vorhanden, die die Konstruktion dieser Grenzen wesentlich erleichtern und die uns ferner über die Schwierigkeit hinweghelfen, eine bestimmte Höhe der Temperatur als Grenzwert zwischen tropischem und gemässigtem Klima willkürlich annehmen zu müssen.***) Die Temperaturverhältnisse der Ozeane ändern sich durchaus nicht entsprechend der geographischen Breite, sondern sind ganz wesentlich abhängig von den Meeresströmungen: es ist eine bekannte Thatsache, dass warme Meeresströme polwärts und kalte äquatorwärts vielfach ganz erheblich vordringen, so dass sich die Temperatur des Meerwassers oft wesentlich anders darstellt, als man nach der geographischen Breite erwarten sollte. Wo solche Strömungen nahe den Küsten verlaufen, müssen sie das Litoralgebiet beeinflussen und wo verschieden temperierte Ströme aufeinander treffen, können wir nach solchen bekannten Verhältnissen jene Grenzen zwischen tropischem und arktischem (beziehungsweise gemässigtem) Gebiete ziehen. Im einzelnen liegen die Verhältnisse folgendermassen.

Im Nord-Atlantic haben wir längs der Ostküste der Vereinigten Staaten die warmen Gewässer des Floridastromes, die auf diese Küsten ganz entschieden einwirken***) und daselbst eine Ausbreitung

*) Die üppige Entwicklung gewisser Tierformen in den Polarmeeren im Vergleich zu den gemässigten, ist eine mehrfach hervorgehobene Erscheinung; vgl. darüber: WALTHER, Bionomie p. 52: die Ausdrücke: „ungemein reiche Fauna“ und „Fülle der interessantesten Litoralf Formen“ in den Polarmeeren dürften aber wohl etwas übertrieben sein.

**) Ich bemerke ausdrücklich, dass ich durchaus nicht im Sinn habe, irgend eine bestimmte Temperaturhöhe, oder irgend einen bestimmten Betrag der Temperaturschwankung als Grenzwert anzusetzen: es würde dies ein ganz willkürliches Verfahren sein. Wo eben nicht derartige Verhältnisse, wie ich sie gleich besprechen werde, uns zu Hilfe kommen, müssen wir uns mit einer vorläufigen annäherungsweisen Festsetzung der Grenzen begnügen, bis spezielle Untersuchungen an den betreffenden Stellen uns weitere Mittel an die Hand geben.

***) Vgl. BARTLETT, Bull. Americ. Geograph. Soc. 1882. No. 2. (Referat in: Petermann's Geograph. Mitteilungen 29. 1. 1883, p. 19 ff.)

der tropischen Fauna nordwärts begünstigen. Der Floridastrom entfernt sich aber allmählich vom Litoral und nahe der New-Foundland-Bank trifft auf ihn fast senkrecht die eiskalte Labradorströmung. Der Wechsel der Temperaturverhältnisse erfolgt hier äusserst plötzlich und dementsprechend findet sich auch im Litoralgebiet ein ziemlich schroffer Übergang: wir haben vielleicht nur die kurze Strecke von Cap Hatteras bis zum Cap Cod als Übergangszone anzusehen, denn einerseits ist der Einfluss des an der Küste südwärts vordringenden Labradorstromes südlich von Cap Hatteras nicht mehr bemerkbar*) anderseits reicht der temporäre Einfluss warmer Gewässer nördlich nicht über Cap Cod hinaus.**)

Die Verhältnisse an der ostamerikanischen Küste werden übrigens noch dadurch komplizierter, dass eine Verschiedenheit in der Faciesverteilung mit in Rechnung kommt***): es fällt hier eine klimatische Grenze für gewisse Tiere teilweise zusammen mit einer topographischen, gebildet durch die Diskontinuität einer Facies. Es ist dies Verhältnis bei der Beurteilung der Verbreitung der einzelnen Tierformen sehr wohl zu beachten und jeder Fall sorgfältig zu prüfen.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse an den europäischen Küsten des Nord-Atlantic. Hier haben wir zunächst den tief ins Land einschneidenden, abgeschlossenen Abschnitt des Mittelmeeres, der durch seine ganz eigentümlichen Temperaturverhältnisse ausgezeichnet ist. Es ist eine bekannte Thatsache, dass im Mittelmeer die abyssalen Tiefen verhältnismässig warmes Wasser, von ca. 13—14° C., enthalten†), eine Erscheinung, die durch die Absperrung an der Gibraltarstrasse durch eine Schwelle verursacht wird, so dass das kalte Bodenwasser des Atlantic nicht ins Mittelmeer eindringen kann. Im Litoral des Mittelmeeres sind Oberflächentemperaturen von 24—28° C. im Sommer beobachtet, so dass wir, da die Bodentemperatur dem Minimum entspricht, im Litoral die verhältnismässig bedeutende Schwankung von mindestens 10° C. anzunehmen haben. Bei dieser Schwankung liegt aber das Mittel der Temperatur ziemlich hoch, so dass die Temperaturen des Litorals im Mittelmeer ein ganz eigentümliches Verhältnis zeigen gegenüber anderen Gegenden mit gleichen Schwankungen, die sonst ein niedrigeres Mittel besitzen. Vom Mittelmeere nordwärts folgt die teilweise unter dem Einfluss des Golfstromes stehende west- und nordeuropäische Küste, und an dieser werden wir etwa bis Norwegen mit zunehmender Schwankung eine Abnahme des Mittels der Temperatur zu konstatieren haben: nähere Untersuchungen hierüber liegen nicht vor. Vorläufig nehme ich jetzt die Grenze zwischen tropischem und gemässigtem Litoral in der Nähe der Gibraltarstrasse an, indem ich das Mittelmeer wegen des hohen Jahresmittels zum tropischen Teil ziehe (vgl. unten über das Mittelmeer als Subregion).

*) Vgl. BARTLETT, l. c.

**) Vgl. VERRILL, On the distribution of marine animals on the southern coast of New England. — Americ. Journ. Sci. and Arts II. 1871, p. 356. — Cap Cod bildet die Grenze zwischen der südlichen Virginian-Fauna und der nördlichen Acadian-Fauna. Die letztere dringt in der Tiefe weiter südlich vor, was ganz natürlich ist.

***)) Vgl. VERRILL, ibid.: „absence of rocks south of New York“ (as far as Cape Hatteras).

†) Vgl. zum folgenden: LUKSCH und WOLF, Physikalische Untersuchungen im östlichen Mittelmeer. Ber. Commiss. für Erforsch. des östl. Mittelm. 1. u. 2. Reihe. — Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien, Bd. 59. 1892. Bd. 60. 1893. Karte 9, 10, 11, 12, 14.

Jedenfalls müssen wir uns aber bewusst sein, dass dieser Meeresteil eine intermediäre Stellung einnimmt, und es vielleicht besser wäre, denselben mit der gemässigten Region zu vereinigen: die Entscheidung hierüber müsste an der Hand von Temperaturbeobachtung an den Küsten von Marokko bis England getroffen werden.

Im Süd-Atlantic haben wir an der südamerikanischen Küste ähnliche Verhältnisse, wie an der nordamerikanischen, das heisst zunächst einen an der Küste südwärts vordringenden warmen Strom, den Brazilstrom, an der Südspitze Amerikas aber kalte Gewässer: wo die Grenze zwischen beiden liegt, können wir an der Hand der vorliegenden Beobachtungen nicht genau feststellen.*) Ich muss aber darauf aufmerksam machen, dass hier wahrscheinlich ebenfalls die klimatische Grenze mit einer topographischen zusammenfällt, nämlich mit einer bedeutenden Diskontinuität der Facies, bedingt durch die Sedimente der Mündung des Rio de la Plata und durch wahrscheinlich weiter südwärts vorhandene eigentümliche Faciesbildungen, die in Abhängigkeit stehen von den anliegenden Kontinentalstrecken, die durch die argentinischen Pampas charakterisiert sind. Ich nehme aus diesem Grunde als Hauptgrenze hier die Rio de la Plata-Mündung an, indem ich ausdrücklich auf den provisorischen Charakter dieser Grenze aufmerksam mache: vielleicht liegt die wirkliche Temperaturgrenze südlicher.

An der Westküste Afrikas lassen uns die vorliegenden Beobachtungen fast ganz im Stich. Wir wissen nur, dass längs der südwestafrikanischen Küste äquatorwärts ein kalter Strom vordringt, und ferner, dass sich ebenda vielfach kalter Auftrieb zeigt. Wie weit diese Einwirkungen kalten Wassers nordwärts reichen, ist uns gänzlich unbekannt. Die von mir gezeichnete Grenze ist demnach völlig supponiert und soll durchaus nicht als irgendwie begründet hingestellt werden.

Im Pacific sind unsere Kenntnisse der fraglichen Küstenstrecken ebenfalls noch sehr mangelhaft. Das gilt besonders für die Temperaturverhältnisse der ganzen westamerikanischen Küstenlinie. Wir haben hier einerseits kaltes Auftriebwasser, anderseits eine kalte, von Süden nach Norden gerichtete Strömung längs der chilenisch-peruanischen Küste, den Peru- oder Humboldt-Strom. Nach den Untersuchungen von WOLF**) sind die Küstengewässer von Ecuador in der Gegend von Guayaquil wohl schon als tropisch anzusehen (mit ca. 23° C. Wassertemperatur), aber die Temperaturen sind noch so niedrig (wie auch in den Gewässern bis zu den Galapagos), dass man schon in geringer Entfernung südlich ziemlich kaltes Wasser zu erwarten hat. Die Grenze zwischen antarktischem und tropischem Litoral wird vielleicht durch den Verlauf des Humboldt-Stromes markiert und liegt dort, wo letzterer die Küste verlässt, nämlich ungefähr in der Gegend

*) Vgl. hierzu: KRÜMMEL, Annal. Hydrograph. u. maritim. Meteorol. 1883, 8. (Referat bei MÜHRV, Petermann's geogr. Mitteil. 29. 10. 1883, p. 384 f.). — Der Brazilstrom soll weit nach Süden vordringen, aber wahrscheinlich ist dicht an der Ostküste von Südamerika ein schmaler, kalter, nordwärts gerichteter Polarstrom vorhanden, was eine den Verhältnissen an der nordamerikanischen Ostküste analoge Erscheinung wäre.

**) WOLF, Apuntes sobre el clima de las islas Galápagos, segun las observaciones hechas durante un viaje en los meses de Agosto à Noviembre de 1875. Quito 1879, übersetzt von REISS, in: Verhandl. Gesellsch. Erdkunde Berlin 1879. No. 7, p. 245 ff. — Referat in: Petermann's geogr. Mitteil. 25. 10. 1879, p. 403.

des Cap Blanco, nahe der peruanisch-ecuatorianischen Grenze, wo die bis dorthin nach Nordwesten verlaufende Küste sich nordwärts wendet. Dort setze ich vorläufig die Grenze an, die aber jedenfalls nicht sehr scharf ist, da die Gewässer sich allmählich auf ihrem Wege nach N. und NW. erwärmen und, wie WOLF angiebt, scharfe Temperaturdifferenzen sich nicht beobachten lassen.

Über die Verhältnisse an den nordamerikanischen Küsten, von Kalifornien bis Alaska, liegen uns ebenfalls nur wenige Beobachtungen vor. Jedenfalls aber sind die Wirkungen des Kuro-Siwo, der in mancher Beziehung dem Golfstrom analog ist, nicht die gleichen, wie die des letzteren auf die europäischen Küstengewässer, da der erstere in seinem Laufe vom südlichen Japan über den Pacific hin von verschiedenen Ursachen behindert wird. Der an der nordamerikanischen Küste nach Süden abgelenkte Teil des Kuro-Siwo, der Kaliforniastrom, ist schon in der Breite von San Francisco eher als kalter, denn als warmer Strom zu bezeichnen.*) Nach DAVIDSON**) schwankt die Oberflächentemperatur der See bei San Francisco im Jahre zwischen 10 und 15° C., also nur 5°, und diese geringe Schwankung wird im allgemeinen für die kalifornischen Küstengewässer von RICHTER***) bestätigt. RICHTER weist ferner nach, dass die Hauptmasse (bulk) des Kuro-Siwo nirgends die Küsten der Vereinigten Staaten bespült, sondern durch einen schmalen kalten Strom von ihnen getrennt ist. Dieser kalte Strom, dessen Temperaturen nördlich von San Francisco unter 10° C. betragen, senkt sich nahe Point Conception (nördlich von San Diego) in die Tiefe. Wir dürfen also auf dieser Strecke gemäßigtes Klima annehmen, das sich aber durch verhältnismässig geringe Schwankungen auszeichnet: die Temperaturen zwischen San Francisco und San Diego liegen etwa zwischen 10 und 15° C. Wie sich diese Verhältnisse an den Küsten von Lower California gestalten, ist unbekannt, aber gerade diese Strecke ist wichtig, da hier die Grenze des tropischen Litorals liegen muss. Es ist dies ganze Gebiet des Litorals ein solches, in welchem uns auch die empirischen chorologischen That-sachen nur ganz spärlich zu Gebote stehen, trotzdem dasselbe wegen der mittelhohen, aber doch gleichmässigen Temperatur vielleicht das interessanteste des ganzen Litorals ist. Die von mir angegebenen Grenzen zwischen arktischem und tropischem Litoral sind demnach noch sehr hypothetisch.

Was den australischen Kontinent anbelangt, so habe ich schon früher darauf aufmerksam gemacht†), dass die Ost- und Westküste unter der Herrschaft von warmen Strömungen stehen, während die Südküste von der kalten Westwindtrift bespült wird. Die letztere würde demnach als nicht tropisch und zur antarktischen Region gehörig zu betrachten sein.

Etwas besser sind wir unterrichtet über die Verhältnisse im Nord-Pacific an den japanischen Küsten.††) Bei Japan liegen die Verhält-

*) Vgl. DALL, Hydrologie des Beringmeeres und der benachbarten Gewässer. — Petermann's geograph. Mitteil. Bd. 27. 10. 1881, p. 369—372.

**) DAVIDSON, The temperature of the water of the Golden Gate. — Bull. Californ. Acad. Sci. I. 4. 1886, p. 354.

***) RICHTER, Ocean currents contiguous to the coast of California. — Bull. Californ. Acad. Sci. II. 7. 1887, p. 337 ff.

†) ORTMANN, Jenaische Denkschr. VIII. 1894, p. 75.

††) Vgl. MAKAROFF, Le „Vitiaz“ et l'Océan Pacifique. St. Petersbourg 1894. —

nisse offenbar analog denen an der Ostküste von Nordamerika im Atlantic. Wir haben hier eine längs der Küste polwärts vordringende warme Strömung, den Kuro-Siwo, der in der Gegend von Tokio das Litoral verlässt*) und dort von einem von Norden kommenden kalten Strom getroffen wird. Bei den Kurilen findet sich kaltes Wasser, ebenso lokal in der Lapérouse- und Tsugarstrasse, das aber eigentümlichen Ursachen zuzuschreiben ist und selbst im Sommer abnorme Erniedrigungen von 7–10° C. zeigt. Bei Tokio ungefähr haben wir im Litoral jedenfalls eine recht scharfe klimatische Grenze vor uns, da nördlich davon unzweifelhaft die Temperaturschwankungen sich bemerklich machen. Im Japanischen Meer geht ein Ast des Kuro-Siwo längs der japanischen Küste ziemlich weit nördlich (bis Duë), während an der festländischen Küste kaltes Wasser vorhanden ist.

Von der Natalküste liegen uns recht genaue Temperaturbeobachtungen vor, die für tiergeographische Verhältnisse verwertet werden können. Dieselben rühren von SCHOTT**) her und sind von mir***) ausführlich herangezogen worden, um die Indo-Pacifische Region hier nach Süden klimatisch zu begrenzen. Ich verweise hier auf die dort gegebenen Ausführungen und wiederhole nur, dass in der Gegend der Delagoa-Bai jedenfalls eine ziemlich scharfe klimatische Grenze liegt.

So ungewiss auch diese hauptsächlichlichen klimatischen Grenzen in ihrem genaueren Verlauf noch sind, so lassen sich doch zur Zeit schon einige sehr wichtige Thatsachen feststellen, nämlich, dass die grossen Hauptlandmassen der Erde, die alte und die neue Welt, sowohl nordwärts mit ihren anliegenden Litoralgebieten in Gegenden reichen, die sich durch kalte und wechselnde Meerestemperatur auszeichnen, als auch südwärts, nämlich mit den Südspitzen von Südamerika und Südafrika. Dieses Verhältnis hat eine sehr wichtige Folge: das Litoral des tropischen Atlantischen und des Indo-Pacifischen Oceans wird dadurch vollständig getrennt und die Kontinuität innerhalb der Tropen ist vollständig unterbrochen. Es kombinieren sich nun die genannten klimatischen Verhältnisse mit den topographischen in der Weise, dass sich für jede der drei grossen klimatischen Zonen, die arktische, circumtropische und antarktische ganz besondere Verhältnisse ergeben.†)

Was zunächst die arktische Zone anbetrifft, so folgt hier das Litoral wesentlich den hauptsächlich in der Richtung der Breitengrade ausgedehnten Kontinenten und es steht innerhalb des arktischen Gebietes in recht vollkommener topographischer Kontinuität: die Hauptverbindung liegt in der Beringstrasse. Das arktische Litoral zeigt demnach eine ausgesprochene Circumpolarität und kein einziger bedeutender Teil ist von dem übrigen topographisch getrennt. Aus

Leider konnte ich mir das Original dieser Arbeit nicht verschaffen: dagegen lagen mir die von KRÜMMEL gegebenen Referate vor. (Russische Arbeiten zur Oceanographie des Nord-Pacifischen Oceans. — Petermann's geogr. Mitteil. Bd. 39. 1893, p. 85–88 und ibid. Bd. 40. 12. 1894, p. 190.) — Vgl. auch ORTMANN, Jenaische Denkschrift. VIII. 1894, p. 75.

*) Vgl. KRÜMMEL, l. c. 1893, p. 87. Der Ast des Kuro-Siwo, der an der Südküste Japans hinget, läuft in nordöstlicher Richtung bis in die Breite von Yokohama, dann biegt er nach Osten um.

**) SCHOTT, in: Petermann's geograph. Mitteil. Ergänzungsheft 109. 1893.

***) ORTMANN, Jenaische Denkschrift. VIII. 1894. p. 74.

†) Vgl. zu dem Folgenden: ORTMANN, Jenaische Denkschr. VIII. 1894, p. 78.

diesem Grunde ist auch das arktische Litoral als einheitliche Region aufzufassen und ich bezeichne diese Region als die arktische, ausgezeichnet durch gut entwickelte, topographische, circumpolare Kontinuität.

Anders verhält es sich mit der circumtropischen Zone. Ich habe l. c. darauf hingewiesen, dass das circumtropische Litoralgebiet durch die Landmassen der alten und neuen Welt und ferner durch die beiden von Norden nach Süden sich bis in die arktische und antarktische Zone erstreckenden Flächen des Pacific und Atlantic in vier räumlich gesonderte Partien geteilt wird, die wir als Regionen bezeichnen können: die indo-pacifische Region, die westamerikanische, die ostamerikanische und die westafrikanische. A. a. O. habe ich allerdings die ostamerikanische und westafrikanische als atlantische vereinigt: es wurde aber diese Vereinigung nur durch die speziellen Verhältnisse der Decapoden-Krebse geboten: im Prinzip und als physikalische Regionen muss man aber beide auseinander halten. Jede der genannten vier Regionen ist von den anderen teils durch klimatische Barrieren (im Norden und Süden), teils durch topographische (innerhalb der warmen Zone) scharf getrennt. Diese Barrieren sind zum Teil für marine, litorale Tiere völlig unübersteigbar, zum Teil wird ihre Überwindung nur durch besondere Hilfsmittel möglich gemacht.

Was schliesslich die antarktische Zone*) anbetrifft, so haben wir hier ganz eigentümliche Verhältnisse. Die ausgesprochene Zuspitzung der Kontinente südwärts, an den Teilen, mit denen sie in die antarktische Zone hineinreichen, bringt es mit sich, dass das Litoral hierselbst nur eine sehr geringe Flächenausdehnung erreicht: es sind nur beschränkte Teile der drei südlichen Kontinente, Südamerika, Afrika und Australien, denen antarktisches Litoral angelagert ist. Hierzu kommen noch die Litoralgebiete der verstreuten antarktischen Inselgruppen (und vielleicht das des supponierten, unbekannten südpolaren Kontinents). Jedenfalls ist das antarktische Litoral sehr zerrissen und es sind die einzelnen Teile verhältnismässig entfernt von-

*) Ich muss an dieser Stelle auf die supponierte Ähnlichkeit der antarktischen und arktischen Fauna zurückkommen, die von PFEFFER (Versuch etc. 1891) als Axiom aufgestellt und die von mir (Jen. Denkschr. VIII. 1894, p. 77) bestritten wurde. Auch THÉEL (Challenger Holothur. 1886, p. 259–260) hat einen ähnlichen Gedanken wie PFEFFER, obgleich er ausdrücklich hervorhebt, dass keine identische Arten bekannt sind, dass aber beide Faunen einen ähnlichen Charakter haben („the shallow water fauna possesses much the same features“). Nach THÉEL sollen solche ähnliche Formen weit verbreitete Vorfahren (progenitors) gehabt haben, die in den Tropen ausgestorben sind oder sich stark verändert haben (im stärkeren Kampfe ums Dasein), an den Polen sich aber erhielten, infolge der mehr gleichmässigen physikalischen Bedingungen. Diese der PFEFFER'schen ganz ähnliche Ansicht ist aber aus denselben Gründen zurückzuweisen, dass nämlich die Umwandlung der physikalischen Bedingungen nahe den Polen bedeutend stärker ist, als in den Tropen. Eventuelle Ähnlichkeiten von arktischer und antarktischer Fauna lassen sich leichter und wahrscheinlicher durch die Annahme einer Verbindung durch die Tiefsee erklären. Ehe nicht der positive Mangel solcher Formen in der Tiefsee nachgewiesen wird, was sehr schwer ist, da ein negatives Resultat noch wenig Beweiskraft hat, können wir überhaupt nicht davon sprechen, dass Arktis und Antarktis sich einander mehr ähneln, als einem anderen Gebiete. Ich habe an anderer Stelle (bei Gelegenheit einer Revision der *Crangonidae*, Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1895, p. 192) Beispiele geliefert, dass eine derartige Verbindung in der Tiefsee höchst wahrscheinlich ist und ich sehe nicht ein, warum sich ähnliche Verhältnisse nicht auch bei anderen Tiergruppen sollten nachweisen lassen.

einander: die topographische Kontinuität ist oft und auf weite Strecken unterbrochen. Diese Verhältnisse sind, zum Unterschied von der arktischen Region, für die antarktische sehr wichtig und bedingen eine andere weitere Einteilung derselben.

Wir haben somit sechs primäre tiergeographische Regionen kennen gelernt, die sich nach physikalischen Verhältnissen konstruieren lassen: 1. die arktische Region, 2. die antarktische Region, 3. die indo-pazifische Region, 4. die westamerikanische Region, 5. die ostamerikanische Region, 6. die westafrikanische Region. Untersuchen wir weiter, ob sich innerhalb dieser Regionen noch weitere Unterabteilungen nach physikalischen Gesetzen unterscheiden lassen!

Die physikalischen Subregionen und Lokalfaunen der litoralen Regionen. — Innerhalb der arktischen Region haben wir eine sehr vollkommene topographische Kontinuität, wir können also keine topographischen Subregionen unterscheiden. Dagegen findet sich eine klimatische Differenzierung, auf die ich schon oben hingewiesen habe. Gegen den Pol zu wird die Amplitude der Schwankung der Wassertemperatur geringer; eine verhältnismässig gleichmässige kalte Temperatur wird jedenfalls dort herrschen, wo die Eisbildung im Winter so stark ist, dass auch im Sommer noch auf der Meeresoberfläche Eis vorhanden ist, so dass die Temperatur der Litoralgewässer jahraus jahrein sich nahe dem Gefrierpunkt hält. Wir erhalten so eine ziemlich scharfe Grenze, die im allgemeinen der Linie des Sommereises an den Küsten der nördlichen Länder folgt. Diese Linie, die ich nach BERGHAUS' physikalischem Atlas in meine Karte einzeichne, soll nur eine annähernde Grenze geben: jedenfalls aber geht aus ihrem Verlauf hervor, dass der nördlich davon gelegene Teil des Litorals seine topographische Circumpolarität ziemlich gut bewahrt, während südlich davon sich zwei topographisch völlig gesonderte Ausläufer befinden: der nördliche Atlantische und nördliche Pazifische Ocean. Wir können demnach innerhalb der arktischen Region drei Subregionen unterscheiden: 1. die arktische circumpolare, 2. die atlantisch-boreale, 3. die pazifisch-boreale. Die atlantische boreale wird durch die Fläche des Atlantic wieder in eine östliche und eine westliche Abteilung getrennt, die eine an den europäischen, die andere an den nordostamerikanischen Küsten, die wir als Lokalfaunen unterscheiden können. Auch in der pazifisch-borealen Subregion lassen sich vielleicht Lokalfaunen unterscheiden, die dann wohl aber durch klimatische Charaktere ausgezeichnet sind: jedenfalls sind die klimatischen Verhältnisse an der kalifornischen Küste andere, als z. B. bei den Kurilen.

Die antarktische Region zerfällt, wie wir oben gesehen haben, in eine Anzahl topographisch scharf geschiedener Parteen. PFEFFER*) hat danach innerhalb derselben Lokalbezirke unterschieden und ich bin ihm**) hierin gefolgt und habe Lokalfaunen angenommen und möchte auch hier diese Auffassung beibehalten, wenngleich ich bemerken muss, dass ich es niemandem verübeln kann, wenn er diese

*) PFEFFER, *Niedere Tierwelt des antarktischen Ufergebietes*. — Internat. Polarforsch. Deutsch. Exped. II. 1890, p. 460 ff.

**) ORTMANN, *Jenaische Denkschr.* VIII. 1894, p. 78 Anmerk. 1.

Lokalfaunen als Subregionen ansehen will. Wir können in der antarktischen Region folgende topographische Lokalfaunen unterscheiden: 1. eine supponierte antarktisch-circumpolare (an den Küsten des antarktischen Kontinents, gänzlich unbekannt), 2. die chilenisch-patagonische (das Südende Südamerikas umfassend, an sie schliesst die Fauna von Süd-Georgien, Süd-Orkney und Süd-Shetland u. s. w. wahrscheinlich an), 3. die capische, 4. die australisch-neuseeländische Fauna. Hierzu kommen noch die Faunen der isolierten Inseln, wie Tristan da Cunha, Marion, Crozet, Kerguelen, Macquarie, Auckland, Campbell u. s. w. Eben wegen dieser Zerstückelung und ihrer Kleinheit möchte ich die einzelnen Parteen des antarktischen Litorals nicht als Subregionen ansehen. *)

Wie ich früher nachgewiesen habe**), haben wir innerhalb der indo-pacifischen Region eine sehr vollkommene Kontinuität in der grössten Längserstreckung ihres Litorals von Südafrika bis Japan: nur östlich vom malayischen Archipel über das pacifische Inselgebiet bis zu den Sandwich- und Paumotu-Inseln, finden sich zahlreiche Unterbrechungen der topographischen Kontinuität des Litorals, aber diese Unterbrechungen sind durchweg gering und nehmen nur geringe horizontale Dimensionen an, so dass wir auch hier von einer verhältnismässig vollkommenen Kontinuität sprechen können. Innerhalb des indo-pacifischen Litorals ist kein Teil topographisch scharf abgetrennt von den anderen, so dass wir von topographischen Subregionen nicht sprechen können. Ebensowenig ist es möglich, klimatische scharfe Differenzen zu finden, da die Temperaturverhältnisse nur wenig Unterschiede zeigen: der gleichmässig warme Charakter der tropischen Gewässer ist ja gerade das Hauptkriterium nach dem wir die tropische Zone begrenzt haben. Wir könnten demnach höchstens Lokalfaunen unterscheiden, aber auch solche lassen sich zur Zeit noch nicht voneinander abgrenzen: doch dürften wohl gewisse Teile, wie z. B. das Rote Meer, als solche aufzufassen sein.

Die westamerikanische Region besitzt eine vollkommene topographische Kontinuität, so dass wir auch keine topographischen Subregionen unterscheiden können: auch sonst scheint diese Region sehr einheitlich zu sein, und es ist sehr zweifelhaft, ob sich, bei ihrer geringen horizontalen Ausdehnung, nach anderen Verhältnissen eine weitere Einteilung finden lassen wird.

Die ostamerikanische Region ist gewissermassen eine Parallelregion der indo-pacifischen. Auch hier können wir eine sehr vollkommene topographische Kontinuität beobachten, so dass hiernach eine Einteilung in Subregionen unmöglich wird. Für eine Einteilung in Lokalfaunen haben wir schon mehr Anhaltspunkte: wir haben hier wahrscheinlich ziemlich scharfe Faciesunterschiede, vorwiegend verursacht durch das Vorhandensein oder Fehlen von Korallriffen, die sich vielleicht in der Weise verwerten lassen, dass wir eine korallrifffreie Lokalfauna im Norden (an den Südstaaten von Nordamerika, nördlich Florida), sowie eine rifffreie Lokalfauna der Südstaaten Brasiliens unterscheiden können. Dazwischen liegen zwei durch Anwesenheit von Korallriffen charakterisierte Faunen, die westindische und die

*) Eine gewisse Circumpolarität in der tatsächlichen Verbreitung antarktischer Litoraltiere ist ausserdem recht wohl zu bemerken.

**) ORTMANN, Jen. Denkschr. VIII. 1894, p. 70—71.

brasilische, getrennt durch die breite Barrière, die durch die Mündungsgebiete des Amazonenstromes und des Orinoco gebildet wird, die vielleicht ihrerseits wieder als Lokalbezirke anzusehen sind. Ehe aber nicht genauere Untersuchungen über die Faciesverhältnisse hieselbst vorliegen, können wir auch hier noch keine positiven Angaben machen.

Was zuletzt die westafrikanische Region anbelangt, so ist diese wieder in gewisser Beziehung mit der westamerikanischen zu vergleichen. Jedoch können wir hier einen Teil topographisch abtrennen: das auch, wie wir oben sahen, unter eigentümlichen klimatischen Verhältnissen stehende Mittelmeerbecken wird nicht nur durch die enge Gibraltarstrasse ziemlich scharf abgeschlossen, sondern es schliesst sich hieran eine breite Zone, bis fast zum Kap Verde reichend, an, die durch eigentümliche Faciesverhältnisse eine scharfe Barrière gegen die südlicheren Teile von Westafrika bildet. Diese Verhältnisse werden bedingt durch die Nachbarschaft der grossen Wüste Sahara und den Einfluss der aus ihr stammenden terrigenen Deposite, die im anliegenden Litoral abgelagert werden. Wir können somit eine mediterrane Subregion*) von den weiter südlich liegenden Teilen der westafrikanischen Region, die ich als Guinea-Subregion bezeichnen möchte, abtrennen. Das Mittelmeer bildet somit sowohl klimatisch als topographisch einen sehr eigentümlichen, isoliert dastehenden Abschnitt des Litorals der Erde, der sich nur lose an die westafrikanische Region angliedern lässt.

Einteilung des abyssalen Lebensbezirkes. — Wenn wir untersuchen wollen, ob sich der abyssale Lebensbezirk nach den allgemeinen physikalischen Bedingungen in Regionen und Subregionen einteilen lässt, so müssen wir uns zunächst die physikalischen Charaktere desselben ins Gedächtnis zurückrufen. Der wesentlichste derselben ist der völlige Mangel des Sonnenlichtes, verbunden mit gleichmässiger, kalter Temperatur, verhältnismässiger Ruhe des Mediums und weniger wechselndem Charakter der Facies**), da sich die einzelnen Facies zum Teil über weit ausgedehnte Strecken des Meeresbodens ausbreiten. Die gänzliche Abwesenheit von pflanzlichem, assimilierendem Leben wird durch die Lichtlosigkeit bedingt, die bedeutenden Tiefen, in die

*) Vielleicht kommt noch hinzu, dass das afrikanische Litoral (von 40° n. Br. bis Cap Verde) kühles Auftriebwasser besitzt und dass ins westliche Mittelmeer kühleres Oceanwasser einströmt. es mag also auch hier geradezu eine klimatische Barrière vorliegen, so dass sich das centrale und östliche Mittelmeere noch schärfer isoliert (vgl. FISCHER, Studium über das Klima der Mittelmeerländer. — Petermann's geogr. Mitteil. Ergänzungsheft 58. 1879, p. 25 und ferner: Zeitschr. f. wissenschaftl. Geograph. IV. 1. 1883, p. 49). Dass die Wasserwärme des östlichen Mittelmeeres ganz entschieden von Westen nach Osten zunimmt bestätigen auch LUKSCH und WOLF (Physik. Untersuch. im östl. Mittelmeer. Ber. Komm. Erforsch. östl. Mittelm. 2. Reihe. — Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien. Bd. 60. 1893, p. 120).

**) FUCHS (Welche Ablagerungen haben wir als Tiefseebildungen zu betrachten? — Neues Jahrb. Mineral. Geol. Pal. 1883, 2. Beil. p. 497) sagt zwar, dass man zu der Überzeugung kommt, „dass die Tiefseeablagerungen im Habitus ihrer ganzen Erscheinung eine viel grössere Mannigfaltigkeit zeigen müssen als die Litoralbildungen“, diese Ansicht widerspricht aber so vollständig den Thatsachen, dass wir selbst wenn wir die obere Grenze der Tiefsee mit FUCHS weit ins Litoral hinein verschieben (bei ca. 40 Fad.), den eben citierten Satz mindestens als eine Übertreibung bezeichnen müssen.

dieser Lebensbezirk hinabsteigt, bedingen wesentlich andere Druckverhältnisse in seinem Medium. Gegenüber dem Litoral zeichnet sich das Abyssal besonders durch die Gleichmässigkeit seiner physikalischen Bedingungen aus, und durch seine Temperaturverhältnisse nähert es sich sehr den polaren Litoralgebieten: diese Annäherung geht so weit, dass die abyssale Fauna zum Teil entschieden einen polaren Charakter zeigt*) und wahrscheinlich erfolgte auch die Besiedelung der abyssalen Tiefen in einem nicht unbeträchtlichen Teile von den Litoralgebieten der Pole her. Eine fernere Eigentümlichkeit des Abyssals im Unterschied vom Litoral ist die, dass sich ersteres über ein bedeutend grösseres Areal der Erdoberfläche erstreckt: während das Litoral nur einen schmalen Saum längs der Küsten einnimmt, umfasst der abyssale Lebensbezirk den ganzen, weit ausgedehnten Boden der grossen Ozeane. In topographischer Beziehung steht demgemäss das Abyssal der ganzen Erde in ununterbrochener Kontinuität, die Hauptverbindung der drei grossen Oceanbecken, des Atlantischen, Indischen und Pacificischen Oceans, liegt auf der südlichen Halbkugel, im antarktischen Ocean. Aus diesem Grunde und wegen der gleichmässigen Temperaturverhältnisse lässt sich der abyssale Lebensbezirk weder nach topographischen noch nach klimatischen Verhältnissen in Regionen einteilen: er bildet ein einheitliches Ganze**), das nur in der verschiedenen Tiefe des Meeresgrundes, in gewissen Faciesverhältnissen und geringen Temperaturdifferenzen***) einige Verschiedenheiten zeigt, die sich aber, soweit unsere derzeitigen Kenntnisse reichen, nicht zu einer weiteren Teilung dieses Lebensbezirkes verwenden lassen. Soweit wir die Fauna der Tiefsee kennen, drückt sich auch in ihr die Einheitlichkeit dieses Lebensbezirkes aus: die einzelnen Formen besitzen vielfach eine ganz enorme horizontale Verbreitung.†) Bei der Lückenhaftigkeit der Tiefseeforschung ist zwar oft eine bestimmte Tierform nur von einzelnen, zerstreuten Fundorten bekannt, aber gerade diese Erscheinung lässt auf eine sehr allgemeine Verbreitung schliessen und wo eine solche noch nicht nachgewiesen ist, kann sie jeden Augenblick durch neue Funde bestätigt werden.

Da der abyssale Lebensbezirk an den Rändern der Oceanbecken sich ziemlich schroff zum Litoral erhebt (dieser Absturz ist als Kontinentalstufe bezeichnet worden), so ist die Übergangszone zwischen ihm

*) Vgl. WYVILLE-THOMSON, The Voyage of the Challenger. The Atlantic II 1877, p. 353.

**) Abgesehen von einigen, im Verhältnis zum Ganzen verschwindend kleinen Teilen, wie z. B. das Mittelmeer und das Rote Meer.

***)) Über Temperaturdifferenzen am Boden der grossen Ozeane vgl: WHARTON, Geograph. Journ. London Sept. 1894, p. 252 ff. — Ein bekanntes Beispiel bildet die durch den Wyville-Thomson-Rücken im Nord-Atlantic geschiedene kalte und warme Area, vgl. TIZARD, Remarks on the soundings and temperatures obtained in the Faroe Channel. — Proceed. Roy. Soc. London XXXV. 1883, p. 205. — Auch FUCHS (Neues Jahrb. Min. etc. 1883, 2. Beil. p. 496) spricht von Differenzen in der Tiefseefauna bewirkt durch Facies, Temperatur und Tiefe. Diese Differenzen sind aber von ihm viel zu einseitig hervorgehoben und gehören meist solchen Wassertiefen an, die wir jetzt noch zum Litoral ziehen. FUCHS begeht auch den Fehler, ganze Tiergruppen oder -Klassen als Charakterformen des Abyssals bezeichnen zu wollen und deshalb hält er viele Ablagerungen für abyssal, die es nicht sind.

†) Vgl. WYVILLE-THOMSON, Voy. Chall. Atlantic II. 1877, p. 353 und BEDDARD, Challenger Isopoda. XVII. 1886, p. 163: „One of the most important results of the recent explorations of the deep sea has been to show that it is impossible to mark out any definite regions of the ocean comparable to the terrestrial distributional provinces.“

und dem letzteren eine sehr schmale: nichtsdestoweniger ist diese Übergangszone sehr interessant, da gerade in ihr ein reicheres Tierleben entwickelt ist, als im eigentlichen Abyssal, und da dieses Tierleben die mannigfachsten Beziehungen teils zum Litoral, teils zum Abyssal zeigt, und die einzelnen Formen desselben sich oft verschieden verhalten. Es bleibt der Spezialforschung vorbehalten, diese Beziehungen im einzelnen festzustellen.

Die physikalischen Regionen und Subregionen des pelagischen Lebensbezirkes. — Der pelagische Lebensbezirk ähnelt durch das Vorhandensein von Sonnenlicht dem litoral, unterscheidet sich aber von ihm wesentlich durch mangelndes Substrat. In Bezug auf die Temperaturverhältnisse ähnelt er ebenfalls mehr dem Litoral: es ist mehr Wechsel vorhanden als in der Tiefsee, und auch sonst finden sich mehr wechselnde Bedingungen, die durch Bewegung und Salzgehalt des Medium verursacht werden. Jedoch unterscheidet sich dieser Wechsel im Gebiete des offenen Oceans erheblich von dem Wechsel im Litoral. Während in letzterem derselbe mehr unregelmässig, oft von Zufälligkeiten abhängig ist, finden sich im Pelagial sehr gesetzmässige Verhältnisse. Dieselben werden hervorgerufen durch eine äusserst regelmässige Wasserbewegung, die in letzter Linie in Zusammenhang steht mit den Insolationsverhältnissen der Erdoberfläche. Diese Wasserbewegungen, die Strömungen des Meeres, wirken so konstant und so regelmässig, dass sie sich höchst wahrscheinlich als einflussreich auf die Verbreitung der Tiere erweisen werden.

Was die horizontale Ausdehnung des Pelagials anbetrifft, so stimmt sie fast ganz mit der des Abyssals überein. HENSEN*) ist in Zweifel, ob die Hochsee eine selbständige „Provinz“ ist, und ist unsicher, wo ihre Grenze gegen die Küsten zu ziehen sei. Nach unserer oben gegebenen Definition des pelagischen Lebensbezirkes kann gar kein Zweifel sein, dass derselbe bis an die Küsten herangeht: jedoch werden sich in Küstennähe die echten Hochseeorganismen mit nektonischen Litoralformen mischen. Da aber die letzteren an das Substrat des Litorals gebunden sind, so können sie sich nicht weit von diesem entfernen und eine derartige Mischung kann nur ungefähr so weit stattfinden, als das Gebiet des Litorals reicht. Die reine Hochsee ist also jedenfalls über alle den Gebieten vorhanden, die nicht zum Litoral gehören, das heisst über dem unbelichteten abyssalen Lebensbezirk. Diese ausgedehnte horizontale Verbreitung des Pelagials bringt es mit sich, dass dasselbe, in eben der Weise wie das Abyssal, in ununterbrochener topographischer Kontinuität steht, so dass wir demnach nach primären topographischen Verhältnissen keine Regionen einteilen können. Dagegen wirken, ähnlich wie im Litoral, die klimatischen Differenzen. Auch hier finden sich in den äquatorialen Gegenden gleichmässig warme Temperaturen des Oberflächenwassers der Océane, weiter polwärts werden die Temperaturen niedriger, während gleichzeitig die Amplitude der Schwankungen zunimmt, und noch weiter polwärts wird die Wassertemperatur wieder mehr gleichmässig, aber kalt. Wir haben also, ganz wie im Litoral, dort eine klimatische Hauptgrenze zu ziehen, wo die Temperaturschwankung eine bedeuten-

*) HENSEN, Ergebn. Plankton-Exped. I. 1892, p. 21.

dere Höhe erreicht. Aus denselben Gründen wie beim Litoral, weil uns diese Verhältnisse der Meerestemperatur noch völlig unbekannt sind, können wir diese Grenze zur Zeit nur annäherungsweise festlegen: wir haben aber auch hier in dem Vorhandensein von Meeresströmungen eine Hilfe, die uns gestattet, wenigstens an einigen Stellen diese Grenze genauer zu ziehen. In der Nähe der Küsten wird diese Grenze sich offenbar an die gleiche Grenze im Litoral anschliessen, es erübrigt also, den Verlauf derselben quer über die Océane hinweg festzustellen.

Im Nord-Atlantic wird diese Grenze nahe der amerikanischen Küste durch das Zusammentreffen des Golfstromes und Labradorstromes markiert,*) von da an, wo sich der Golfstrom vom Litoral entfernt, wird sie durch diesen Strom nach Norden verschoben. Da sich aber der Golfstrom allmählich abkühlt, und je mehr er in höhere Breiten vordringt, desto mehr Temperaturschwankungen unterworfen wird, so muss diese Grenze irgendwo den Golfstrom kreuzen und zur europäischen oder afrikanischen Küste hinüberlaufen, um das Litoral dort zu erreichen, wo dessen entsprechende Grenze liegt. Der genauere Verlauf dieser Linie über den Ocean lässt sich zur Zeit in keiner Weise bestimmen und, so wie ich sie in der Karte gezeichnet habe, ist sie völlig hypothetisch.

Im Süd-Atlantic wird die Grenze an der südamerikanischen Küste durch den Brasilstrom jedenfalls nach Süden vorgeschoben, wo dieser auf kalte, von Südwesten kommende Westwindtrift trifft, biegt sie nach Osten um und wird im allgemeinen der Richtung dieser Strömung folgen, um dann nahe der afrikanischen Küste, entsprechend der kalten Benguelaströmung nach Norden zurückzuweichen.

Im Nord-Pacific wird die Grenze von Japan an, dort wo der Kuro-Siwo die Küste verlässt, sich zunächst an die Richtung des Kuro-Siwo anschliessen. Weiterhin werden sich hier ähnliche Verhältnisse wiederholen wie im Nord-Atlantic, auf die wir aus denselben Gründen nicht näher eingehen können.

Im Süden liegt die klimatische Grenze des Indischen und Pacificschen Océans offenbar dort, wo die längs der Ostküste Afrikas und Australiens nach Süden laufenden warmen Ströme auf die kalte Westwindtrift stossen. Von Natal aus schiebt sich die Grenze, entsprechend dem Mozambique-Strom, etwas nach Süden vor, um dann in eine östliche Richtung umzubiegen und wahrscheinlich etwas nach Norden zurückzuweichen, und ähnlich werden die Verhältnisse zwischen Australien und Neu-Seeland und zwischen Neu-Seeland und Südamerika liegen, nur dass auf letzterer Strecke durch die kalte, längs der chilenischen Küste nach Norden dringende Strömung ein ganz bedeutendes Zurückweichen dieser Grenze nach Norden herbeigeführt wird.

Diese Grenzen sind, wie wir sehen, bis jetzt vorwiegend hypothetischer Natur: der experimentelle Nachweis ihres genaueren Verlaufes an der Hand der Temperaturverhältnisse bleibt noch zu liefern und eventuell werden sich hierbei noch bedeutende Abänderungen der von mir gemachten Annahmen ergeben. Jedenfalls steht aber fest, dass durch diese Grenzen im Pelagial in gleicher Weise, wie im Litoral,

*) Vgl. KRÜMMEL, Reisebeschreibung der Plankton-Exped. I. 1892, p. 66. — ORTMANN, Decapod. Schizop. Plankton-Exped. 1893, p. 113. — DAHL, Verhandl. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1894, p. 62.

klimatische Zonen voneinander abgetrennt werden, von denen die arktische und antarktische ihre Kontinuität bewahren und demgemäss als arktische und antarktische Region des pelagischen Lebensbezirkes bezeichnet werden müssen. Die circumtropische Zone zerfällt aber topographisch in zwei grosse Teile: die atlantische Region und die indo-pacifische Region. Von diesen vier Regionen zeigt jede unter sich eine ununterbrochene Kontinuität, so dass sich keine weiteren topographischen Unterabteilungen machen lassen: auch die indo-pacifische Region, die sich aus den beiden grossen Wasserflächen des Indischen und des Pacificischen Oceans zusammensetzt, bewahrt durch den malayischen Archipel hindurch ihren Zusammenhang, da die pelagische Tierwelt beider Oceane durch die vielfach dort vorhandenen Verbindungsstrassen, wenn auch nicht in breiter, so doch in konstanter und vielfacher Verbindung bleibt, so dass ein fortwährender und regelmässiger Austausch stattfinden kann.

Die Möglichkeit ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass innerhalb dieser beiden tropischen Regionen sich nach den Strömungsverhältnissen Unterabteilungen unterscheiden lassen. Es liegt dieser Gedanke nahe wegen der ausserordentlichen Regelmässigkeit, mit der die Wasserbewegung in den Oceanen vor sich geht. Wir haben nämlich im Atlantic einen nördlichen und einen südlichen Wirbel zu unterscheiden, ebenso im Pacific, und ferner noch den Wirbel des Indischen Oceans. Man könnte demnach im Atlantic zwei Subregionen, im Indo-Pacific deren drei annehmen: ich begnüge mich jedoch, diese Verhältnisse nur anzudeuten, da unsere Kenntnis derselben noch zu mangelhaft ist und besonders, da wir nicht wissen, wie diese Verhältnisse auf die Verbreitung der Tierwelt einen Einfluss ausüben können.

Die arktische und antarktische Region lassen sich jedoch nach den Eisverhältnissen in ähnlicher Weise einteilen, wie das arktische Litoralgebiet. Auch hier können wir die Grenze des Sommersees, in diesem Falle des Treibeises, als eine klimatische Grenze niedriger Ordnung betrachten. Diese Grenze ist durch zahlreiche im Interesse der Schifffahrt ausgeführte Beobachtungen gut bekannt und kartographisch festgelegt, ich entnehme sie für die nördliche Hemisphäre dem physikalischen Atlas von BERGHAUS*), für die südliche einer neueren Arbeit von FRICKER.**)

In der arktischen Region wird hierdurch eine arktisch-circumpolare Subregion und eine boreal-atlantische und eine boreal-pacifische Subregion geschieden, die völlig analog sind den entsprechenden Subregionen des Litorals. In der antarktischen Region treten ganz besondere Verhältnisse ein: bei der grossen Entwicklung des pelagischen Lebensbezirkes hieselbst und durch den Umstand, dass die erwähnte Eisgrenze die Südspitzen der Kontinente (Südamerika und Südafrika) nicht erreicht, werden nur zwei Subregionen getrennt, eine antarktische und eine notale***), die beide ihre Circumpolarität bewahren.

*) BERGHAUS, Physikalischer Atlas 1892, Nr. 22.

**) FRICKER, Die Entstehung und Verbreitung des antarktischen Treibeises. -- Leipzig 1893 (mit Karte).

***) Soviel ich bis jetzt herausfinden konnte, rührt der Ausdruck „notal“ von GILL her, vgl. FAXON, Mem. Mus. Compar. Zool. XVIII. April 1895, p. 233.

Fassen wir die Resultate dieses Kapitels zusammen, so haben wir innerhalb der einzelnen marinen Lebensbezirke nach physikalischen Verhältnissen (klimatischen und topographischen) folgende Regionen und Subregionen zu unterscheiden:

I. Litoraler Lebensbezirk.

1. Arktische Region.

- a) Arktisch-circumpolare Subregion.
- b) Atlantisch-boreale Subregion (mit zwei Lokalfaunen).
- c) Pacifisch-boreale Subregion (vielleicht auch mit Lokalfaunen).

2. Indo-pacifische Region (sehr einheitlich).

3. Westamerikanische Region (sehr einheitlich).

4. Ostamerikanische Region (wahrscheinlich mit Lokalfaunen).

5. Westafrikanische Region.

- a) Mediterrane Subregion.

- b) Guinea-Subregion.

6. Antarktische Region (in zahlreiche Lokalfaunen zerfallend).

II. Abyssaler Lebensbezirk.

Ohne Differenzierung in Regionen und Subregionen.

III. Pelagischer Lebensbezirk.

1. Arktische Region.

- a) Arktisch-circumpolare Subregion.

- b) Atlantisch-boreale Subregion.

- c) Pacifisch-boreale Subregion.

2. Indo-pacifische Region.

3. Atlantische Region.

4. Antarktische Region.

- a) Notal-circumpolare Subregion.

- b) Antarktisch-circumpolare Subregion.

Kapitel V.

Einfluss der geologischen Veränderungen der Erde auf die Verbreitung der Tiere. Geologischer Wechsel der klimatischen, topographischen und biologischen Verhältnisse.

Wie uns die paläontologischen Funde lehren, hat in früheren geologischen Epochen das Tierleben einen wesentlich anderen Charakter gezeigt als jetzt. Der gegenwärtige Zustand der Tierwelt ist das Endresultat einer geologischen Entwicklungsreihe, und ebenso muss die jetzige Verbreitung derselben bedingt sein durch die Verhältnisse in früheren Zeiten. Da wir aus den paläontologischen Thatsachen entnehmen, dass früher gewisse Tiergruppen in Gegenden vorhanden waren, wo sie jetzt fehlen, so muss die geographische Verbreitung sich jedenfalls im Laufe der Erdgeschichte verändert haben, und es ist eine Aufgabe der wissenschaftlichen Tiergeographie, die Änderungen zu konstatieren und die Ursachen derselben zu erforschen, und häufig werden dann wieder anderseits tiergeographische Befunde herangezogen werden können, um eventuelle andere frühere Zustände der Erdoberfläche nachzuweisen.

Dass ein Wechsel in der Verteilung von Wasser und Land, im Klima, in den Verhältnissen der Biocönose, stattgefunden hat, dürfte wohl von keiner Seite bestritten werden. Es fragt sich nur, in welcher Ausdehnung hat dieser Wechsel stattgefunden, ist er so fundamental wichtig, dass die Verbreitung der Tierwelt in früheren Zeiten wesentlich anders war, und, wenn letzteres der Fall war, wie waren früher im Speziellen die Verhältnisse, von denen die Verbreitung der Tiere beeinflusst wurde?

Einige Forscher*) sind der Ansicht, dass die Océane und Kontinente verhältnismässig permanent sind. Besonders WALLACE nimmt nur geringe Schwankungen an, die wesentlich im Gebiete des Litorals, also nahe der Grenze zwischen Kontinent und See, stattgefunden

*) WALLACE, *Island Life* 1881, p. 98 ff., und DARWIN, *The Origine of Species* 4 ed. 1866, p. 373. — Dem entgegengesetzt nimmt DARWIN in einer anderen Arbeit (*The structure and distribution of Coral Reefs*. 1842, p. 142—146) ganz bedeutende Hebungen und Senkungen an, bedeutend sowohl in ihrer horizontalen Ausdehnung als auch in ihrem vertikalen Betrag.

haben sollen. Er glaubt dies daraus schliessen zu können, dass wir unter den geologischen Ablagerungen, die unserer Erforschung zugänglich sind, d. h. sich zur Zeit über dem Meeresniveau befinden, nur solche von litoralem Charakter erkennen können, dass wir nirgends echte Tiefseeablagerungen finden, und dass demgemäss ein Wechsel zwischen Kontinent und Tiefsee nicht stattgefunden haben kann. Abgesehen davon, dass das absolute Fehlen echter Tiefseeablagerungen über dem Meeresspiegel wohl in Frage gezogen werden dürfte*), so ist die Schlussfolgerung WALLACE's nicht korrekt. Er durfte, vorausgesetzt, dass seine Prämisse richtig ist, nur schliessen: Tiefsee ist nicht zum Kontinent geworden, nicht aber auch: Kontinent ist niemals zur Tiefsee geworden. Gerade der letztere Vorgang dürfte wohl verschiedentlich in der Weltgeschichte vorgekommen sein.**)

Geologische Veränderungen der physikalischen Verhältnisse der Erdoberfläche sind uns jedenfalls zur Zeit schon so zahlreich bekannt und haben auf die Verbreitung der Tiere so entschieden eingewirkt, dass wir diese Frage nicht mit dem kurzen Satze erledigen können: die Verhältnisse haben sich gegen früher nur unwesentlich geändert, im Gegenteil: sie sind ganz wesentlich andere geworden. Wir besprechen dieselben, soweit sie uns bekannt sind, nach den drei schon oben angegebenen Gesichtspunkten: die Veränderungen der klimatischen, topographischen und biocönotischen Verhältnisse.

Klimatische Veränderungen im Laufe der Erdgeschichte. — Die wichtigste Arbeit, die uns auf diesem Gebiete vorliegt, und die besonders auch die klimatischen Verschiedenheiten früherer geologischer Epochen behandelt, ist NEUMAYR's „Erdgeschichte“ (Bd. II, 1887), jedoch haben diese klimatischen Ausführungen zum Teil lebhaften Widerspruch erregt: die gewichtigsten Gegen Gründe wurden von tiergeographischer Seite besonders von HEILPRIN und PFEFFER geltend gemacht. NEUMAYR (l. c. p. 329—332) nimmt schon zur Jurazeit drei klimatische Zonen auf der Erde an: eine arktische, eine gemässigte und eine äquatoriale, und ähnliche Unterschiede fanden sich nach ihm (p. 369) auch in der Kreidezeit, doch giebt er an (p. 380), dass sich hier ein Vorschreiten des südlichen Typus nach Norden konstatieren lasse: eine Erscheinung, die jedenfalls sehr verdächtig und geeignet ist, Zweifel an der klimatischen Natur der Unterschiede aufkommen zu lassen, die NEUMAYR beobachtet haben will. Im Ferneren giebt er für das Eocän und Oligocän in Europa eine subtropische Fauna an (p. 500), für die Flora der Miocänzeit in Europa ein subtropisches bis tropisches (mehr insulares) Klima (p. 506 ff.), für die wahrscheinlich miocänen Tertiärfloren der Polarländer (die von anderen ins Eocän versetzt werden) einen gemässigten Charakter

*) FUCHS, Neues Jahrb. Miner. Geol. Pal. 1883, 2. Beil. p. 487 ff. rechnet eine ganze Reihe Ablagerungen zu den Tiefseebildungen, die sicher im (tieferen) Litoral gebildet wurden: nach ihm würden nur die in allerflachsten Wasser niedergeschlagenen Absätze als litorale zu bezeichnen sein. Es ist dies eine Folge davon, dass er einmal die obere Grenze der Tiefsee zu hoch ansetzt, und ferner die Tiefseesedimente an der eingeschlossenen Fauna erkennen will (p. 489): viele seiner Charakterformen der Tiefsee sind aber echte Litoraltiere. — Vgl. auch NEUMAYR, Erdgeschichte I. 1886, p. 363—65.

**) Diese Ansicht wird neuerdings besonders von BAUR, (vgl. die Citate p. 29) mit Erfolg verteidigt. Auch v. IHERING (Die Ameisen von Rio Grande do Sul. — Berl. Entom. Zeitschr. XXXIX. 1894, p. 406—408) tritt entschieden für diese Auffassung ein.

(p. 508 ff.). — Schon diese Zusammenstellung der von NEUMAYR gemachten Angaben lässt es unwahrscheinlich erscheinen, dass die Unterschiede, die er in der Jurazeit in der Bevölkerung der damaligen Meere gefunden hat, klimatischen Differenzen zuzuschreiben sind. Es ist kaum anzunehmen, dass in Gegenden, die schon zur Jurazeit gemässigttes Klima hatten, später subtropisches oder selbst tropisches geherrscht haben soll, und dass ferner die Polargegenden zur Jurazeit arktische Meeresfauna, im Tertiär jedoch gemässigte Landflora besessen haben sollen. Es wäre möglich, dass NEUMAYR die Begriffe arktisch, gemässigt und äquatorial nicht im Vergleich mit den jetzigen Temperaturverhältnissen gefasst haben will, sondern nur den relativen Begriff einer Abstufung damit verband: dann kämen wir aber zu der Annahme, dass zur Jurazeit in der äquatorialen Zone ein Klima geherrscht haben muss, das als hypertropisch, als wärmer als das jetzige Tropenklima bezeichnet werden müsste. Eine solche Annahme hat aber so viel innere Unwahrscheinlichkeit, dass wohl hiermit ein sehr wesentlicher Einwand gegen die Theorie der jurassischen Klimazonen sich erhebt.*)

Aber auch von anderer Seite ist das Vorhandensein solcher Zonen als unwahrscheinlich hingestellt. HEILPRIN**) hat positive Gegenbeispiele gegen die Beobachtungen, die NEUMAYR seiner Theorie zu Grunde legte, erbracht, und auch PFEFFER***) hat sich mit Entschiedenheit gegen dieselbe ausgesprochen. Soweit unsere derzeitigen Kenntnisse reichen, dürfen wir wohl mit Sicherheit annehmen†), dass sich erst im Laufe des Tertiär klimatische Differenzen entwickelten. Das wesentliche Moment dieser Differenzierung liegt darin, dass sich zunächst an den Polen eine Zone abtrennte, wo der Kreislauf der Jahreszeiten sich

*) Auch in der Beweisführung NEUMAYR's für die klimatische Natur der von ihm beobachteten Faunendifferenzen findet sich ein anfechtbarer Punkt. Er glaubt auf die klimatische Natur deshalb schliessen zu müssen, weil er die Unmöglichkeit der Wirkung topographischer Verhältnisse für erwiesen hält: unter letzteren verstand er aber nur Trennungen durch Festland (vgl. NEUMAYR, Jurastudien. — Jahrb. K. K. geol. Reichsanst. Wien. 21. 1871, p. 522, wo ausdrücklich Verhältnisse, wie sie jetzt an der Landenge von Panama und Suez bestehen, zum Vergleich herangezogen werden). Er vergass hierbei, dass auch andere topographische Verhältnisse trennend wirken können. Eine ganze Reihe von Thatsachen, die NEUMAYR in einer anderen Arbeit (Über unvermittelt auftretende Cephalopodentypen im Jura — ibid. 28. 1878.) ausführlich behandelt, weisen geradezu kategorisch auf eine ausgedehnte Wirkung topographischer Differenzen hin, vgl. besonders l. c. p. 74, 75 und p. 78.

**) HEILPRIN, The geographical and geological distribution of animals 1887, p. 223—226.

***) PFEFFER, Versuch über die erdgeschichtliche Entwicklung etc. 1891.

†) POKORNY (in: KIRCHHOFF, Unser Wissen von der Erde I. Allgemeine Erdkunde 1886, p. 867) nimmt an, dass sich zur Tertiärzeit erst die Trennung einer tropischen und einer extratropischen Zone auf der Erde vollzog. Gegen Ende der Tertiärzeit differenzierte sich die extratropische Zone der nördlichen Halbkugel in einen subtropischen und einen arktotertiären Teil, aus dem letzteren ging in der Diluvialzeit die eigentliche arktische Zone hervor. Auf der südlichen Halbkugel wird das extratropische Element, das er als australes oder altocanisches bezeichnet, nicht weiter differenziert, die Ausbildung eines antarktischen Faunenelementes unterblieb wegen fehlenden Festlandes. — Aus den letzteren geht hervor, dass POKORNY bei dieser Aufstellung nur die Kontinente im Auge hatte und deshalb diese Einteilung keine allgemeine Gültigkeit haben kann. — Über den Eintritt von Klimadifferenzen (um die Zeit von der Kreide bis zum Alt-Tertiär) vgl. auch WHITNEY (The climatic changes of the later geological times — Mem. Mus. Compar. Zoolog. VII. Nr. 2. 1882, p. 251), der sich hauptsächlich auf die Angaben von SAPORTA und HERR stützt.

in einem Wechsel der Temperaturhöhen bemerkbar zu machen begann, und dass dieser Wechsel ein derartiges Ausmass erhielt, dass die ursprünglich gleichmässigeren Temperaturverhältnisse, die äquatorwärts sich erhielten, scharf dagegen kontrastierten. Bevor aber diese klimatische Trennung eintrat, also jedenfalls in vortertiären Zeiten, herrschte auf der ganzen Erde ein gleichmässiges tropisches Klima, und demgemäss konnten klimatische Regionen sich in Bezug auf die Verbreitung der Tierwelt nicht entwickeln: erst in der Tertiärzeit konnte sich die Wirkung dieser Verhältnisse auf die Organismen bemerkbar machen. *)

Topographische Veränderungen im Laufe der Erdgeschichte. — Wie wir oben gesehen haben, hängen die durch klimatische Ursachen bedingten Eigentümlichkeiten der Tierverbreitung eng zusammen mit der topographischen Konformation der einzelnen Lebensbezirke. Wir müssen also, um etwa früher vorhandene Unterschiede in der Ausdehnung und Begrenzung der klimatischen Regionen ausfindig zu machen, vorerst die früheren topographischen Verhältnisse auf ihren Unterschied von den jetzigen untersuchen. Vor allen Dingen haben wir festzustellen, dass innerhalb der früheren allgemein verbreiteten gleichmässigen Temperaturverhältnisse die Möglichkeit vorhanden war, dass sich topographisch begrenzte Regionen bildeten, und dass sich demgemäss auch eventuell in früheren Zeiten topographische Faunen unterscheiden lassen.

Man hat schon häufig versucht, die Konformation der Kontinente in früheren Epochen darzustellen, aber alle diese Versuche tragen einen sehr hypothetischen Charakter. Besonders eine Schwierigkeit ist es, die die genauere Erkenntnis dieser Verhältnisse vereitelt, nämlich die Unmöglichkeit, uns durch direkte Beobachtung über etwa früher vorhandene Landmassen zu informieren, dort wo jetzt See ist: diejenigen Teile früheren Landes, die jetzt unter dem Meeresspiegel sich befinden, sind unserer Beobachtung entzogen. Nichtsdestoweniger ist es jedoch hier und da möglich, uns an der Hand von tektonischen Untersuchungen über solche Fragen zu orientieren, und anderseits ist es wieder die Tier- und Pflanzeogeographie, die auf derartig verschwundenes Land sehr häufig hinweist und hierdurch der Geologie zu Hilfe kommt.

Nach Süss **) haben wir drei Kontinente zu unterscheiden, die sich tektonisch sicher nachweisen lassen: Indo-Afrika, Südamerika und Nordamerika. Ihnen fügen sich vielleicht weitere Landmassen an (Eurasia und Australien), die aber tektonisch nicht sicher sind. Diese Kontinente sind sicher nicht gleichaltrig, aber ihr gegenseitiges Altersverhältnis ist schwierig festzustellen. Indo-

*) Ich möchte hier doch darauf hinweisen, dass diese beginnende klimatische Differenzierung in der Tertiärzeit vielleicht mit der Erscheinung in Zusammenhang steht, dass sich mit Schluss der Sekundär- und mit Beginn der Tertiärzeit einige sehr auffallende Umänderungen in der Tierwelt bemerkbar machen: ich erinnere nur an das Verschwinden der Meersaurier, der Ammoniten und an die kräftige Entwicklung des Säugetierstammes, der Brachyurenkrebse u. a. Es hat fast den Anschein, als träte mit Beginn der Tertiärzeit ein neuer Faktor in den Existenzbedingungen auf, der auf gewisse Gruppen vernichtend, auf andere entwicklungsfördernd wirkte: es wäre wohl möglich, dass der beginnende Klimawechsel hierbei eine wichtige Rolle gespielt hat.

**) Süss, Antlitz der Erde. I. 1885, p. 767 ff.

Afrika ist ein uraltes Tafelland, und wahrscheinlich sind gewisse Teile der übrigen Kontinente ebenfalls sehr alt. Aber die äusseren Umrisse schwankten jedenfalls sehr, und die genannten Kontinente waren nicht zu allen Zeiten scharf voneinander geschieden: unter allen Umständen werden aber die Kontinentalmassen von je her einen insularen Charakter gehabt haben, es werden mehrere, durch Meere getrennte Hauptmassen vorhanden gewesen sein. Im allgemeinen haben wir uns wohl die Veränderung im Verhältnis von Meer und Festland so vorzustellen, dass zuerst das Meer geringere Tiefe besass und das Festland aus einer grösseren Anzahl kleinerer Teile bestand, dass dann später durch Einbruch die grossen Oceanbecken entstanden, während die Kontinente als Horste stehen blieben*): so bildeten sich die grossen Grundzüge der Erdoberfläche aus. Die verschiedenen grossen Einbrüche entstanden nicht gleichzeitig**), und so wirkten diese Vorgänge zu wiederholten Malen in der Erdgeschichte auf die Verteilung von Wasser und Land ein, und damit auch auf die Verbreitung der Tiere. Andererseits wirkte Faltenbildung und Sedimentablagerung***) und veranlasste die sogenannten eustatischen Bewegungen, die sich in positivem und negativem Sinne äusserten, in Oscillationen der Grenzen zwischen Wasser und Land. Die letzteren Bewegungen konnten, obwohl oft klein in ihrem vertikalen Betrag, oft horizontal sehr ausgedehnt sein und für die Tiergeographie äusserst wichtig werden. Für die Veränderung der Erdoberfläche haben wir also zwei Hauptvorgänge zu unterscheiden: den Einbruch der grossen Meeresbecken und die oscillatorischen Bewegungen am Rande der Kontinente.

Für die Organismen des festen Landes ergibt sich aus dem Voranstehenden, dass sehr wohl auch früher topographisch getrennte Bezirke vorhanden gewesen sein können, und in der That hat es sehr viel Wahrscheinlichkeit, dass schon in den frühesten Zeiten, in denen terrestrische Organismen einige Bedeutung erlangten (etwa von der Kreide an), derartige topographisch getrennte Regionen existiert haben, und dass zur damaligen Zeit getrennte „Entstehungscentren“ zu unterscheiden sind, deren Tierwelt nicht oder nur in unvollkommener Weise miteinander kommunizieren konnte, die aber dann im Laufe der weiteren Entwicklung, wesentlich wohl infolge von oscillatorischen Vorgängen, in der verschiedensten Weise und oft wiederholt getrennt und verbunden wurden.†) Das verhältnismässige Alter der topographischen Isolierung der Kontinente ist offenbar eine weitere Ursache (vgl. oben p. 37 und 39), welche die topographischen Faktoren bei der Verbreitung der terrestrischen Tiere mehr in den Vordergrund treten lässt als die klimatischen.

Ähnliche Verhältnisse liegen im Lebensbezirke des Süsswassers vor, und die Bildung von lokalen, circumscribten Gebieten ist hier viel-

*) Vgl. Süß, *ibid.* II. 1888, p. 680.

**) Vgl. Süß, *ibid.* II. 1888, p. 679 und WALTHER, *Bionomie*, p. 179. — Besonders die Becken des Indischen und südlichen Atlantischen Oceans sollen verhältnismässig jungen Alters sein.

***) Vgl. Süß, *ibid.* p. 681 u. 688; WALTHER, *ibid.* p. 179—182.

†) Vgl. die interessanten Nachweise bei DÖDERLEIN (in: STEINMANN u. DÖDERLEIN, *Elemente der Palaeontologie* 1890, p. 814—821). — Die DÖDERLEIN'sche Einteilung der kontinentalen tiergeographischen Regionen berücksichtigt ganz vorwiegend die Entwicklung des Kontinentals innerhalb der känozoischen Zeit, die ja allein für die Entwicklung des Säugetierstammes und für seine Verbreitung von Bedeutung ist.

leicht noch ausgesprochener von je her gewesen. Anderseits zeigt dieser Lebensbezirk noch sehr enge Beziehungen zum Meere: die Einwanderung von Meeresorganismen in denselben geht offenbar mit verhältnismässiger Leichtigkeit vor sich, dieselbe erfolgte demgemäss öfter und zu den verschiedensten Zeiten. Da ferner dieser Lebensbezirk auch sonst ganz bedeutenden physikalischen Veränderungen unterliegen musste, so müssen sich in ihm die Existenzbedingungen in den geologischen Zeiträumen äussert häufig geändert haben, und es müssen in ihm in hohem Masse verwickelte Vorgänge sich abgespielt haben.

Wesentlich anders liegt die Sache für die marinen Lebensbezirke. Der litorale Bezirk folgt, wie wir gesehen haben, wesentlich den Grenzlinien der Kontinente: es müssen also alle Veränderungen, die die Kontinente in ihren Umrissen betrafen, auch auf das Litoral ihre modifizierenden Wirkungen geäussert haben, und zwar sind es sowohl die oscillatorischen Schwankungen als auch die Einbrüche der grossen Oceanbecken, die hier in Frage kommen. Der letztere Vorgang hat wesentlich in der Weise gewirkt, dass das Litoral in seiner horizontalen Ausdehnung beschränkt wurde, dass Teile des Meeresbodens, die früher dem Litoral angehörten, tiefer sanken und zu Tiefsee wurden. Aus dieser letzteren Erwägung geht hervor, dass wir wohl mit Recht in früheren Zeiten eine grössere horizontale Ausbreitung des Litorals annehmen können. Aus eben diesem Grunde ist es aber auch wahrscheinlich, dass die noch jetzt vorhandene räumliche Kontinuität des Litorals auch in früheren Zeiten, und damals wohl in noch grösserer Ausdehnung vorhanden war, als jetzt. Nehmen wir z. B. mit Süss*) an, dass zu gewissen Zeiten Teile des Atlantischen und des Indischen Oceans noch nicht existierten, so würden dadurch gewisse Teile des Litorals Verbindungen miteinander erhalten, die zur Zeit verschwunden sind. Die oscillatorischen Bewegungen an den Rändern der Kontinente konnten dagegen die vorhanden gewesen und noch vorhandenen Verbindungen des Litorals nur selten wesentlich beeinflussen: meist bewirkten sie wohl nur unbedeutende Verschiebungen. Wir haben also für das Litoral jedenfalls eine von je her bestehende topographische Kontinuität anzunehmen: sollten in früheren Zeiten irgendwo topographisch isolierte Litoralgebiete bestanden haben, so wäre das nur denkbar, wenn wir die Existenz geschlossener Binnenmeere annehmen. Diese Annahme ist einerseits an sich sehr unwahrscheinlich, und anderseits sind absolut keine Anzeichen vorhanden, dass jemals solche Binnenmeere in grösserem Massstabe und auf längere Zeitdauer bestanden haben.**)

*) Vgl. Süss, *Antlitz der Erde* II. 1888, p. 679—680.

**) Um sich einen Begriff von diesen Verhältnissen machen zu können und um die Schwierigkeiten verstehen zu lernen, die sich erheben, wenn man sich die zur Lösung derartiger Fragen nur annäherungsweise richtigen Grundlagen verschaffen will, verweise ich auf die Karte des Jurameeres von NEUMAYR (*Erdgeschichte*, II. 1887, p. 336). Nach dieser liegen die jurassischen Kontinente nahe bei einander, so dass das Litoral der Erde eine sehr vollkommene Kontinuität damals gezeigt haben muss. Selbst wenn man zu dieser Zeit klimatische Differenzierung annehmen will, so würde innerhalb des circumtropischen Gürtels höchstens das äquatoriale Litoral der Ostküste des sino-australischen Kontinentes vom übrigen äquatorialen Litoral isoliert sein. Die Grenzen dieses Kontinentes sind aber so hypothetisch, wie sie überhaupt nur sein können.

Ich muss hier ferner einen älteren Versuch erwähnen, die Verteilung von Wasser und Land in den verschiedenen geologischen Epochen und besonders die Richtung der jeweiligen Meeresströme festzustellen: RUD. LUDWIG (*Die Meeresströ-*

Demnach hat es den Anschein, dass wir mit der Annahme am sichersten gehen, dass sich in vortertiärer Zeit, also bevor sich Klima-Unterschiede ausbildeten, auf der Erde ein in vollständiger klimatischer und topographischer Kontinuität stehendes Litoral ausbreitete, in welchem die Möglichkeit einer Trennung grösserer Regionen nach klimatischen oder topographischen Differenzen, wie wir zur Jetztzeit solche unterscheiden können, nicht gegeben war. Mit dem Eintritt der klimatischen Differenzierung in der Tertiärzeit änderten sich nun aber die Verhältnisse im Litoral, und sie nahmen allmählich die Gestaltung an, in der sie uns jetzt entgegentreten. Zunächst bestand aber ein wesentlicher Unterschied von den jetzigen Verhältnissen jedenfalls durch einen Teil der Tertiärzeit hindurch fort, der in der Konformation des circumtropischen Gürtels begründet war: derselbe liegt darin, dass die Schranken, welche die Kontinente der alten und neuen Welt jetzt bilden, damals noch nicht vollständig waren. Es dürfte wohl zur Zeit zweifellos sein, dass die Landverbindung zwischen Nord- und Südamerika erst verhältnismässig jungen Datums ist*), dass sie jedenfalls erst seit der jüngeren Tertiärzeit dauernd besteht, so dass eine Verbindung zwischen ostamerikanischem und westamerischem Litoral noch eine Zeitlang fortdauerte, nachdem an den Polen beide Gebiete klimatisch voneinander geschieden waren. Andererseits dürfte zwischen dem Mittelmeer und dem Indischen Ocean eine Verbindung vorhanden gewesen sein.***) Nimmt man nun ferner, wie es wahrscheinlich auch richtig ist, zu derselben Zeit die Existenz des Atlantic und Pacific als trennende Barrieren an, so würden wir dann, also etwa von Anfang bis zur Mitte der Tertiärzeit, zwei grosse Abteilungen des tropischen Litorals auf der Erde erhalten: eine amerikanische und eine mediterran-indo-pacifische Region. Ob die Westküste Afrikas einen besonderen Teil bildete und etwa durch den Abschluss des Mittelmeeres an der Strasse von Gibraltar von diesem getrennt war, oder ob sie mit dem mediterran-indo-pacifischen Gebiet in Kontinuität stand, oder ob sie vielleicht gar mit dem amerikanischen Litoral enger verknüpft war als jetzt, das zu beurteilen fehlt uns jede Grundlage. Ich muss jedoch hier darauf aufmerksam machen, dass gewisse, aber bisher mir nur vereinzelt bekannt gewordene, chorologische Verhältnisse darauf hindeuten,

mungen in ihrer geologischen Bedeutung und als Ordner der Tier- und Pflanzenprovinzen während der verschiedenen geologischen Perioden. Darmstadt 1866, pl. 6—15) geht aber einmal von der irrthümlichen Ansicht aus, dass schon zu den ältesten Zeiten die Pole klimatisch differenziert waren, und ferner berücksichtigt er den Umstand, dass frühere Landmassen verschwunden sein können, gar nicht: seine Karten sind deshalb reine Phantasiegebilde und können unter keinen Umständen den tatsächlichen Verhältnissen der früheren Zeiten entsprechen.

*) Vgl. HEILPRIN, l. c. 1887, p. 248; NEUMAYR, l. c. II. 1887, p. 545 u. a.

**) Das Vorhandensein des Indischen Oceans in seiner jetzigen Ausdehnung schon zur Jurazeit (entgegen der Ansicht NEUMAYR's), und seine Verbindung mit dem europäischen Jurameer wird von WAAGEN (Palaeontologia Indica. — Jurassic Fauna of Kutch. Cephalopoda 1875, p. 237) angenommen. — Nach HULL (On the cause of the dissimilarity between the faunas of the Mediterranean and Red Seas. — Nature vol. 31. 1885, p. 599) sind die Faunen des Mittelmeeres und des Roten Meeres seit der Miocänzeit getrennt. Später, im Pliocän, wurde allerdings wieder eine Meeresverbindung bei der Suezenge hergestellt, dieselbe war aber nur unvollständig, da die betreffenden Meeresteile sehr flach waren, und Organismen, die nicht gerade in allerflachstem Wasser vorkommen, nicht aus einem Meere ins andere gelangen konnten. — Vgl. auch: KELLER, Die Fauna im Suezkanal. 1882, p. 7 ff.

dass wir thatsächlich zu einer gewissen Zeit eine derartige Begrenzung von zwei circumtropischen Regionen anzunehmen haben: einerseits ein zusammenhängendes mediterran-indo-pazifisches Gebiet, anderseits ein einheitliches west- und ostamerikanisches und westafrikanisches Gebiet.

Aus diesen Zuständen, wie sie also etwa in der Mitte der Tertiärzeit bestanden haben mögen, entwickelte sich dann die jetzige Verteilung des Litorals und seiner Regionen dadurch, dass einerseits das Mittelmeer vom Indischen Ocean getrennt wurde und mit dem Atlantic in Verbindung trat, und dann besonders dadurch, dass die Landenge von Panama als dauernde Trennung des Antillenmeeres und des westamerikanischen Litorals entstand. Besonders der letztere Vorgang, der für die tiergeographische Isolierung der dadurch betroffenen Gebiete von ganz eminenter Bedeutung ist, ist als ein verhältnismässig junger anzusehen und vielleicht überhaupt der jüngste der Vorgänge, die für die Entwicklung und Gliederung des Litorals von Bedeutung waren. Die jetzigen Zustände des Litorals bestehen aber, trotz ihres geringen geologischen Alters, doch schon eine genügend lange Zeit, so dass Differenzen in den Faunen sich entwickeln konnten. Anderseits aber sind die früheren Zustände in der jetzigen Verbreitung der litoralen Geschöpfe noch sehr häufig nachzuweisen, und naturgemäss müssen Tiergruppen, deren geologisches Alter bedeutend ist, mehr an diese alten Zustände sich anschliessen, als Gruppen, die erst in jüngerer Zeit sich entwickeln. Diese gegenseitigen Beziehungen zwischen geologischem und phylogenetischem Alter der Tiergruppen und den verschiedenen Zuständen der tiergeographischen Begrenzung und Einteilung des Litorals im Laufe der Erdgeschichte sind äusserst komplizierter Natur, und es ist schwierig, denselben nachzuspüren; aber gerade deshalb liegt hierin das allerinteressanteste Kapitel der Tiergeographie und zugleich eines der interessantesten Forschungsgebiete der Zoologie überhaupt, das leider bisher allzusehr vernachlässigt ist. Die bekannten chorologischen Thatsachen, die mit den hier in Frage kommenden geologischen Forschungsergebnissen kombiniert werden müssen, sind so sparsam, dass wir eben nur ganz vereinzelte Hinweise auf diese Verhältnisse besitzen.

Was den abyssalen Lebensbezirk anbetrifft, so scheint es sicher zu sein, dass schon zu verhältnismässig alter Zeit gewisse grosse Oceanbecken bestanden haben, wie z. B. der Pacific und Teile des Atlantic*), und dass dann später weitere Einbrüche erfolgten. Es geht daraus hervor, dass das Areal, das dieser Lebensbezirk einnahm, in früheren Zeiten ein geringeres war, als jetzt. Es ist deshalb auch sehr leicht möglich, dass in ihm räumlich begrenzte und voneinander getrennte Teile vorhanden waren. Anderseits ist es sehr wahrscheinlich, dass zu den Zeiten, wo an den Polen noch keine Temperaturerniedrigung eingetreten war, die Temperaturverhältnisse der grossen Meerestiefen von den jetzigen gänzlich verschieden waren. Es folgt daraus, dass das Abyssal in seiner jetzigen Form erst verhältnismässig jungen Alters sein kann. In vortertiärer Zeit musste ein etwa vorhandener abyssaler Lebensbezirk wesentlich andere Lebensbedingungen aufweisen als jetzt, sehr leicht möglich ist aber auch, dass sich eben wegen dieser anderen Lebensbedingungen, die sich denen des Litorals näherten,

*) Vgl. Süss, *Antlitz der Erde*. II. 1888, p. 679 ff.

ein abyssaler Bezirk noch nicht scharf differenziert hatte: es ist diese Frage nach der physikalischen Beschaffenheit des Abyssals in früheren geologischen Epochen eine äusserst wichtige, zur Zeit aber können wir nur ganz allgemein als sicher hinstellen, dass ein Abyssal, wie es jetzt existiert, d. h. als ein kaltes Abyssal, nicht vorhanden war. Ich begnüge mich hier damit, auf diesen fundamentalen Gedanken hinzuweisen, ohne ihn in seinen Konsequenzen weiter auszuführen. Nur eines möchte ich noch hervorheben: wenn das Abyssal in seiner jetzigen Form als ein junger, vielleicht der jüngste Lebensbezirk, anzusehen ist, so ist es klar, dass die ihn bewohnende Organismenwelt sich hauptsächlich aus zwei Elementen zusammensetzen muss, die aber beide das Gemeinsame haben, dass ihre Anpassung an die jetzigen Verhältnisse ein verhältnismässig extremes Stadium darstellen muss, d. h. mit anderen Worten, diese Organismen rekrutieren sich teils aus den alten, aber den neuen Verhältnissen angepassten Formen des früheren Abyssales (wenn es damals schon bestimmte Kategorien von Tieren gab, die die Tiefen der Ozeane bewohnten), und teils aus jüngeren Einwanderern von anderen Lebensbezirken her, wesentlich wohl vom Litoral, die aber auch sich extrem anpassen mussten.*)

Der Lebensbezirk der offenen See bildet in gewisser Beziehung gerade das Gegenteil vom Abyssal. Sein Alter in der Form, wie er uns jetzt in den Tropen entgegentritt, ist jedenfalls ein sehr hohes, er ist mindestens gleichaltrig mit dem Litoral und dem festländischen Lebensbezirk. Gleichzeitig besass er, bedingt durch die Eigentümlichkeit der Verteilung von Wasser und Land, eine äusserst vollkommene Kontinuität in früheren Zeiten. Diese Kontinuität bestand zu allen Zeiten ununterbrochen, so dass irgendwelche topographische Begrenzungen von Teilen nicht vorhanden waren. Erst mit der klimatischen Differenzierung der Erdpole trat eine entsprechende Differenzierung des Pelagials ein, und zwar blieb der circumtropische Gürtel aus denselben Gründen, die wir beim Litoral kennen gelernt haben, zunächst noch eine Zeit lang in direkter Kontinuität. Die Trennung der atlantischen und der pacifischen Region wurde gleichzeitig mit der Entstehung der Panama-Landenge durchgeführt. Diese letzte Differenzierung des pelagischen Lebensbezirkes ist also sehr jungen Alters, und es ist bemerkenswert, dass eine grosse Anzahl von chorologischen Tatsachen, die über pelagische Organismen bekannt sind, dieses junge Alter zu bestätigen scheinen, besonders dadurch, dass die pelagischen Faunen des circumtropischen Gürtels eine ganz auffallende Übereinstimmung miteinander zeigen, und somit auf die noch in verhältnismässig neuer Zeit vorhanden gewesene Kommunikation hinweisen. Die Zeit, die seit der Isolierung der beiden tropischen pelagischen Regionen verflossen ist, ist also anscheinend noch nicht genügend gewesen, um eine scharfe faunistische Differenzierung dieser Gebiete durchzuführen; jedenfalls ist eine solche Differenzierung noch nicht so weit vorgeschritten, wie in dem in dieser Beziehung ähnlich gestellten Litoral. Der Grund für diese auffallende Erscheinung wird wohl darin zu suchen sein, dass die Existenzbedingungen der tro-

* Man hat oft der Tiefseefauna einen altertümlichen Charakter zugeschrieben: diese Ansicht ist aber wohl schon durch NEUMAYER (Über den altertümlichen Charakter der Tiefseefauna. — Neues Jahrb. Miner. Geol. Pal. 1882. I. p. 123—131) gründlich widerlegt worden.

pischen Teile des Pelagials einen bedeutend gleichmässigeren Charakter und ein geringeres Mass der Veränderungen gegenüber den früheren Zeiten zeigen. *)

Biocönotische Veränderungen im Laufe der Erdgeschichte. — Es bleibt noch übrig, über die biologischen Veränderungen im Laufe der Erdgeschichte zu sprechen, die die Verbreitung der Tiere beeinflussen konnten. Es ist eine paläontologisch sicher gelegte Thatsache, dass im Laufe der geologischen Entwicklung der Erde die einzelnen Tiergruppen in ihrer Herrschaft, von niederen zu höheren fortschreitend, sich gegenseitig ablösten, und besonders eine Erscheinung tritt uns häufig entgegen, dass irgendeine Tiergruppe allem Anschein nach von einer anderen direkt verdrängt wurde. Derartige biocönotische Verschiebungen können oft für die Beurteilung der jetzigen Verbreitung der Tiere von bedeutender Wichtigkeit werden. Ich erinnere hier nur an die Eigentümlichkeit der australischen Fauna, die fast ausschliesslich aus Beutlern zusammengesetzt ist. Es ist wahrscheinlich, dass diese altertümliche australische Fauna sich hier vorwiegend aus dem Grunde halten konnte, weil ihr keine Konkurrenz in höheren Tiergruppen erwuchs, wie es in der übrigen alten Welt der Fall war. Dies Beispiel ist wohl eines der bekanntesten. In den marinen Lebensbezirken werden sich ähnliche Vorgänge ebenfalls konstatieren lassen: leider lassen uns aber auch hier die bekannten Thatsachen zu sehr im Stich, und besonders macht sich unsere Unkenntnis der biologischen Verhältnisse der Meerestiere recht unangenehm bemerkbar. Die Abhängigkeit der jetzt lebenden marinen Tiere voneinander ist ein Kapitel, das fast noch gar nicht bearbeitet ist, und noch mehr gilt dies in Bezug auf die gleichen Verhältnisse der ausgestorbenen Formen.

Wenn ich im voranstehenden versucht habe, einige der Hauptpunkte hervorzuheben, nach denen sich die physikalischen und biologischen Bedingungen in den einzelnen Lebensbezirken im Laufe der Erdentwicklung verändert haben, so muss ich doch noch einmal auf den hypothetischen Charakter aller dieser Ausführungen aufmerksam machen. Die positiven Grundlagen, das Beobachtungsmaterial, das uns für diese Erwägungen als Basis diene, ist ein so unsicheres und spärliches, dass wir von „exakten“ Beweisen für die oben angeführten Ansichten überhaupt nicht sprechen können. Es war überhaupt nicht meine Absicht, eine abgeschlossene, wohlbegründete Theorie über den Einfluss der geologischen Veränderung der Erde auf die Verbreitung der Tiere zu geben, sondern es sollten nur die Gesichtspunkte angegeben werden, die es wahrscheinlich machen, dass die geo-

*) Aus diesen Erwägungen folgt ferner der Satz, dass die pelagischen Organismen im Durchschnitt ein höheres Alter besitzen müssen, als die entsprechenden litoralen. Es gilt das aber nur relativ. Im allgemeinen werden zwar die pelagischen Tiere von litoralen abzuleiten sein, aber diejenigen, die sich ans Pelagial anpassten, blieben weiterhin mehr konstant in ihren Merkmalen, als ihre im Litoral verbleibenden Verwandten, die ungleich wechselnderen Bedingungen unterworfen waren. Die pelagischen Tiere sind mehr langlebige Typen, während die jetzigen Litoraltiere in ihren morphologischen Eigenschaften mehr als jüngere Typen aufzufassen sind.

logische Entwicklung der einzelnen Lebensbezirke zum Teil ganz verschiedene Phasen durchlaufen hat. Es kam mir darauf an, zu zeigen, dass auch erdgeschichtlich die einzelnen Lebensbezirke verschieden sich verhalten, um so auch von dieser Seite ihre fundamentale Verschiedenheit zu erweisen, eine Verschiedenheit, der wir in der Weise Rechnung zu tragen haben, dass wir eben bei jeder tiergeographischen Untersuchung ihre grundlegende Wichtigkeit anerkennen müssen, um zu gedeihlichen Resultaten zu gelangen.

Zum Schluss möchte ich hier, als den ersten Versuch, die geologische Entwicklung der tiergeographischen Grundbedingungen in ihren Hauptzügen zu fixieren, zum Vergleich einen Abschnitt aus NEUMAYR's „Erdgeschichte“ (II. 1887. p. 550—551) wörtlich citieren. Ich mache besonders darauf aufmerksam, dass ich davor warnen möchte, NEUMAYR's Zusammenfassung als exaktes Forschungsergebnis anzusehen: im Gegenteil, viele Punkte darin sind fast mehr als hypothetisch, und ich bitte, dieselben mit den oben gegebenen Ausführungen vergleichen zu wollen, in denen mehrfach die empirischen Grundlagen, auf denen NEUMAYR fusst, citiert und z. T. kritisiert sind. NEUMAYR sagt l. c.:

„Uralt und bleibend in aller Veränderung der übrigen Verhältnisse ist das grosse Becken des Stillen Oceans, das nach Süden mit dem Eismeer in offener Verbindung steht. Während Jura und Kreide sind zwei grosse Landmassen vorhanden, die eine grösstenteils in der nördlich-gemässigten, die andere in der äquatorialen Region; beide sind ostwestlich verlängert und durch einen breiten, ostwestlich verlaufenden Kanal voneinander getrennt. Während des Tertiär zerfällt die nördliche wie die südliche Landmasse, die erstere in Europa-Asien und Nordamerika, die letztere in Vorderindien, Afrika und Südamerika; zwischen den sich erhaltenen Teilen jener alten Kontinente hat sich das atlantische Becken gebildet, und nun treten die beiden westlichen und die beiden östlichen Teilstücke miteinander in Verbindung, Nordamerika kommt in Zusammenhang mit Südamerika Europa-Asien mit Afrika und Indien.

„Naturgemäss muss diese Umgestaltung den grössten Einfluss auf die tiergeographischen Verhältnisse üben; konnte sich früher infolge des Vorhandenseins eines von der Antillenregion bis Bengalen verlaufenden Kanales die Meeresbevölkerung der wärmeren Regionen über die ganze Erde ziemlich gleichmässig verbreiten, so wird das nun anders: in dem nordsüdlich verlaufenden Atlantischen Oceane, der keine in warmen Regionen gelegene Verbindung mit anderen Meeren besitzt, musste sich eine selbständige Fauna entwickeln, die zur indopacifischen in einen scharfen Gegensatz tritt, ein Gegensatz, der mit der Länge der Zeit sich immer mehr verschärfen muss; eine ähnliche Wirkung auf die Landfauna und -flora muss die Umgestaltung der Festländer üben und so sehen wir im jüngeren Tertiär und in der Jetztzeit eine weitgehender Spezialisierung und Lokalisierung der Lebenswelt in hohem Grade günstige Anordnung von Meer und Festland Platz greifen.“

Kapitel VI.

Bionomie und geographische Verbreitung der Dekapodenkrebse.

Im früheren habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass es der wissenschaftlichen Tiergeographie Aufgabe sein muss, die Grundgesetze, die im allgemeinen die Verbreitung der Organismen regeln, in ihrer Wirkung bei den einzelnen Tiergruppen wieder nachzuweisen, und ich werde jetzt den Versuch machen, für eine grössere Tiergruppe den Weg anzugeben, den derartige Untersuchungen einzuschlagen haben. Ich bin weit davon entfernt, eine erschöpfende Darstellung der geographischen Verbreitung der Dekapodenkrebse, die ich hier behandeln will, versuchen zu wollen: dazu reicht unser vorliegendes Material nicht aus, da die Voruntersuchungen, Monographien kleinerer Gruppen, noch fast ganz fehlen. Aber ich denke doch, dass es möglich sein wird, einerseits einen allgemeinen Überblick darüber zu erhalten, wie sich die Dekapoden gegenüber den in den vorangehenden Kapiteln gegebenen Gesichtspunkten verhalten, und dass es anderseits hier und da angehen wird, eine Anzahl Einzelbeobachtungen zusammenzugruppieren, die von besonderem Interesse sind. Hier und da werde ich genötigt sein, auf einige bisher noch nicht publizierte systematische Thatsachen Bezug zu nehmen: ich bitte in solchen Fällen meine systematischen Kollegen um Nachsicht, wenn ich mich bei der Erläuterung derselben nicht aufhalte, sondern dieselben scheinbar als bekannt voraussetze: die eingehende Begründung mancher meiner Ansichten über derartige Einzelheiten habe ich Publikationen an anderer Stelle vorbehalten. Gerade in der letzten Zeit habe ich Gelegenheit gehabt, die Systematik vieler Dekapodengruppen zu revidieren, kann aber meine Notizen nur allmählich ausarbeiten und bekannt machen.

Die Gruppe der Dekapodenkrebse ist in vielen Beziehungen für tiergeographische Studien als eine Mustergruppe zu bezeichnen: ich möchte fast behaupten, dass sich hinsichtlich der bionomischen Verhältnisse in ihr alle Möglichkeiten verwirklicht finden, die man sich denken kann, und dass sie deshalb ganz besonders geeignet ist, als

Beispiel zu dienen, nach dem andere Tiergruppen behandelt werden können. Ich werde im Schlusskapitel den Versuch machen, das, was wir über die übrigen Tiergruppen in tiergeographischer Beziehung wissen, ganz kurz zusammenzustellen und werde dabei immer die Dekapoden als Vergleichsgruppe im Auge behalten.

Die Lebensbezirke der Dekapoden. — Wenn auch die Dekapodenkrebse vorwiegend einen Lebensbezirk bewohnen und wahrscheinlich auch ursprünglich in diesem zu Hause sind, so finden sich doch zur Gegenwart in sämtlichen übrigen Lebensbezirken Vertreter dieser Tiergruppe. Die Hauptmasse findet sich aber in den marinen Bezirken, der des Süßwassers enthält ungleich weniger, aber äusserst charakteristische und interessante Formen, und selbst der kontinentale Lebensbezirk hat einzelne Gruppen derselben aufzuweisen, wenn auch diese letzteren wohl zumeist nicht eigentlich als terrestrische Tiere anzusehen sind, sondern mehr als amphibische, subterrestrische, die noch in irgendeiner Weise in Beziehung stehen entweder zum Meere oder zum Süßwasser. Leider ist uns die Biologie der fraglichen Gruppen so gut wie unbekannt.

Eine wichtige Aufgabe ist die, zu entscheiden, welches der ursprüngliche Lebensbezirk ist, in denen der Dekapodenstamm vorhanden war. In der Beantwortung dieser Frage für die Gesamtheit des Tierreichs stehen sich zwei verschiedene Gruppen von Forschern gegenüber: die einen nehmen das Litoral, die anderen das Pelagial als den primitiven Lebensbezirk an, in dem tierisches Leben zuerst vorhanden war. MOSELEY*) ist der Ansicht, dass die frei schwimmenden Tierformen die ursprünglichen seien, dass von diesen die benthonischen abzuleiten seien, und dass von den letzteren aus einerseits die übrigen Lebensbezirke bevölkert wurden während sich anderseits wiederum gewisse Gruppen von ihnen abzweigten, die wieder pelagisch wurden. Er stützt diese seine Ansicht auf die in grosser Zahl vorkommenden freischwimmenden Larven benthonischer Thiere. In dieser Ansicht können zwei Punkte angefochten werden. Erstens ist zwischen freischwimmenden und echt planktonischen Tieren ein wesentlicher Unterschied, und gerade die vielen freischwimmenden Larven sind meist nicht als echt planktonisch anzusehen, sondern nur als Formen, die ein nektonisches Leben führen, das gelegentlich oder regelmässig längere Zeit ausgedehnt wird: zu ihrer weiteren Entwicklung müssen sie aber wieder das Substrat erreichen. Zweitens wird man vielfach die subpelagischen Lebensgewohnheiten von Larven nicht als palingenetische Erscheinungen, die auf eine Abstammung von freischwimmenden Ahnen hinweisen, anzusprechen haben, sondern als eine cänogenetische**) Anpassung eben dieser Larven, befördert durch die

*) Nature XXXII. 1885, p. 417—420.

**) Der HÄCKEL'sche Begriff der Caenogenese ist bei der Larvenentwicklung der meisten Tiere so oft realisiert, dass man die caenogenetischen Erscheinungen fast als die Regel ansehen möchte. Man könnte kaum ein besseres Wort als „Caenogenese“ für den Begriff finden: trotzdem scheint derselbe bisweilen nicht recht verstanden zu sein. So giebt z. B. GÖTTE (Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. 2. Heft. 1884, p. 3—22) über ihn eine sehr wortreiche und sehr konfuse Auseinandersetzung, die damit endigt, dass er ein anderes Wort, Autogonie, einführt!

bedeutenden Vorteile, die diese Lebensgewohnheit der Larven für das Bestehen und die Verbreitung der Art bietet. Es ist sehr wohl denkbar, dass eben wegen dieser Vorteile bei echt benthonischen Tieren die Larven schon von uralten Zeiten her ein schwimmendes Leben zu führen gewohnt waren und besondere Anpassungserscheinungen an dieses aufweisen, die mit den primitiven Eigenschaften der Vorfahren der betreffenden Tiere in gar keinem Zusammenhang stehen. *) Im Gegensatz zu MOSELEY leitet PFEFFER **) alle planktonischen Tiere von litoralen ab, indem er sich besonders auf die Krebslarven stützt, aber auch seine Beweise sind nicht genügend, wie ich denn überhaupt glaube, dass diese Frage durch allgemeine Betrachtungen sich nicht lösen lassen wird, sondern dass man diesen Zweck nur auf dem Wege der eingehendsten systematisch-phylogenetischen Vergleichung der einzelnen Tiergruppen erreichen kann.

Für die Dekapoden haben wir uns in dieser Beziehung zunächst zu fragen: wie leben zur Zeit die primitivsten Vertreter derselben und wie lebten ihre mutmasslichen Vorfahren? Als primitivste Gruppe haben wir unter den Dekapoden unzweifelhaft die *Penaeidea* anzusehen und diese leben zunächst sämtlich nektonisch und zwar vorwiegend im Litoral und Abyssal. Eine bestimmte Gruppe derselben (*Sergestidae*) hat sich vom Substrat völlig unabhängig gemacht und ist echt planktonisch, aber gerade diese Gruppe ist morphologisch einseitig und extrem entwickelt. In der zu den Dekapoden nächstverwandten Gruppe der *Euphausiacea*, die in ihrer Abstammung wohl auf die gleichen Wurzeln wie die *Penaeidea* zurückzuführen sind, finden sich vorwiegend echt planktonische Formen, aber gerade diese sind ihrerseits in gewisser Beziehung extrem ausgebildet ***) und es ist bemerkenswert, dass die wenigen bekannten Formen (z. B. *Bentheuphausia*), die sich enger an ein Substrat gebunden zeigen, zu den primitiveren *Euphausiacea* gehören, so dass auch für die Ahnen dieser Gruppe ein nektonisches, vom Substrat abhängiges Leben wahrscheinlich wird. Wir werden aus diesen Gründen wohl mit Recht annehmen können, dass die Ahnen der Dekapoden (wie auch der *Euphausiacea*) nekt-

*) Gerade bei den Krebslarven scheint diese Auffassung die richtige zu sein: alle die unter verschiedenen Namen gehenden Larvenformen (Nauplius, Metanauplius, Zoëa, Metazoea) — mit Ausnahme der Mysisform — haben absolut keine phylogenetische Bedeutung und sind nur als Zwischenstadien zwischen einer unsegmentierten und einer mit den für die Dekapoden charakteristischen Segmenten und entsprechenden Anhängen versehenen Larve aufzufassen. Die Segmentation verläuft verschieden und die Anhänge entwickeln sich in verschiedener Weise, je nach der Länge der Entwicklungsdauer und den speziellen Anforderungen, die das larvale Leben stellt. Daneben finden sich dann vielfach noch dem pelagischen Leben angepasste caenogenetische Bildungen, die nur für die Larven von Bedeutung sind und sicher nicht bei den Vorfahren der betreffenden Formen vorhanden waren. Unter solchen Umständen ist es eine vergebliche Hoffnung, aus dem Studium der Dekapodenlarven Aufschlüsse über deren Stammesgeschichte erwarten zu wollen.

**) PFEFFER, Versuch einer erdgeschichtlichen Entwicklung etc. 1891, p. 54. — Auch WALTHER (Bionomie, p. 153) ist, wenigstens bedingungsweise, mit PFEFFER einverstanden.

***) Es ist kaum zu bezweifeln, dass die ganz eigentümliche Reduktion der hinteren Pereiopoden, die sich wohl bei *Sergestiden* als auch bei *Euphausiidae* findet, trotzdem dass beide Gruppen in gar keinem näheren Zusammenhang stehen, als konvergente Anpassungserscheinung an das planktonische Leben aufzufassen ist und zwar als eine ganz extreme und einseitige Anpassung, die im ganzen Krebsstamm nicht ihres Gleichen findet. (Die Reduktion und Umbildung der hinteren Beine bei gewissen Anomuren und Brachyuren ist eine ganz verschiedene Erscheinung.)

nische Tiere gewesen sind, die vom Substrat abhängig waren und demgemäss nur im Litoral oder Abyssal existieren konnten. Da es nun sehr unwahrscheinlich ist, dass das Abyssal mit seinen für das Tierleben überhaupt so verhältnismässig ungünstigen Bedingungen die Wiege des Dekapodenstammes gewesen ist, so bleibt nur das Litoral übrig: wir haben die ersten Dekapoden als nektonische Litoralformen anzusehen. Einer der Hauptzweige der Dekapoden, die *Eucyphidea* (*Natantia*) blieben in ihrer Hauptmasse dieser alten Lebensgewohnheit treu, während der andere Hauptzweig, die *Reptantia*, die Schwimmfähigkeit zwar nur in seltenen Fällen ganz aufgab, aber doch zurücktreten liess und wesentlich zu vagilem Benthos wurde. Beide Hauptzweige, die nektonischen *Natantia* und die vagil-benthonischen *Reptantia* bevölkern noch jetzt vorzugsweise das Litoral aller Zonen. Von ihnen aber haben sich eine Reihe bestimmter Gruppen abgezweigt, die in andere Lebensbezirke eindringen und die ich hier kurz zusammenstellen will. *)

Die Abteilung der *Penaeidea***) enthält, wie schon erwähnt, höchst wahrscheinlich die primitivsten Dekapoden, die nektonisch sind und ungefähr gleich häufig im Litoral und im Abyssal***) sich finden. Eine Familie, die *Sergestidae*, ist typisch planktonisch.†) Es ist möglich, dass einige Formen der letzteren als abyssal-planktonische anzusehen sind, das heisst als solche, die freischwimmend in bedeutenden Tiefen leben, ohne vom Boden der Tiefsee abhängig zu sein. Leider sind die Tiefenangaben, die über die Formen, die ich hier im Auge habe, nämlich die Gattung *Sergia*, zum Teil unzuverlässig, so dass erst die Zukunft die Entscheidung über diese wichtige Frage bringen wird. ††)

*) Zusammenstellungen der bionomischen Verhältnisse der Krebse sind früher schon von C. A. WHITE (The relation of biology to geological investigation. — Ann. Rep. Smithson. Instit. for 1892. — Rep. U. S. Nation. Mus. 1893, p. 354) und von WALTHER (Lebensweise der Meerestiere 1893, p. 517—528) versucht worden. Der Versuch von WHITE ist sehr allgemein gehalten, während WALTHER mehr in Einzelheiten eingeht, aber gerade der letztere Umstand hat dem Verfasser offenbar ausserordentliche Schwierigkeiten bereitet. Von zoologischer Seite dürfte es jedenfalls mit schwerem Bedenken aufgenommen werden, wenn *Apus* zu den *Xiphosuren* (p. 524) gestellt wird, *Ethusa*, *Alpheus*, *Eupagurus*, *Catapagurus*, *Palaemonetes*, *Virbius* und *Limulus* zu den *Brachyuren* (p. 527—528). Ferner dürften folgende Sätze beanstandet werden: „die Macruren haben einen . . . mit Beinen versehenen Hinterleib“ (p. 525), „die Anomuren haben meist einen ungepanzerten Hinterleib“ (p. 526), „mit Ausnahme von *Glyphocrangon* sind alle Tiefseebewohner zarte, biegsame Geschöpfe“ (ibid.), „die *Cyclometopa* und *Catametopa* sind mit Ausnahme von *Pilumnoplax* festländische, litorale oder Seichtwasserbewohner“. Mit letzterem Satz steht ferner die wenige Zeilen darauf folgende kurze Tabelle in Widerspruch, welche offenbar aus irgend einem Werk excerpiert ist, aber ohne Citat unklar bleibt. Die auf p. 526 zweimal gemachte Angabe, dass *Alpheus avarus* in Tiefen von 14 m bis 4891 m lebt, beruht auf dem Bericht über die Challenger-Ausbeute: es kann jedoch keinem Zweifel unterliegen, dass in dem Challengermaterial hier eine Verwirrung vorliegt. Auch andere der von WALTHER gemachten Angaben sind nicht ganz zutreffend.

**) Über die Abteilungen der Dekapoden vgl. ORTMANN, Zoolog. Jahrb. V. 1890. — VII. 1894.

***) Z. B.: *Haliporus*, *Hemipenaeus*, *Aristeus*, *Hepomadus*, *Benthescymus*, *Gennadas* u. a. Vgl. SMITH, Bull. Mus. Compar. Zool. X. 1882, p. 81—95. BATE, Challenger Macrur. XXIV. 1888, p. 284—344. Wood-Mason and Alcock, Ann. Magaz. Nat. Hist. (6) VII. 1891, p. 188—190. VIII. 1891, p. 271—286.

†) Besonders die Gattungen: *Sergestes* und *Lucifer*. Vgl. ORTMANN, Dekapod. Schizop. Plankton-Exped. 1893, p. 29 ff.

††) Betreffe *Sergia* kann ich hier die Bemerkung nicht unterdrücken, dass *Sergestes arcticus*, der von SMITH aus bedeutender Tiefe im Atlantic nahe der amerikanischen Küste angegeben wird, nach einem im Museum der Academy of Nat.

In der fast durchweg nektonisch*) lebenden Abteilung der *Eucyphidea* ist die Mehrzahl der Formen litoral. Abyssal sind vorwiegend einige ganz bestimmte Familien, besonders die beiden nahe verwandten der *Acanthephyridae* und *Nematocarcinidae***), die bisher ausschliesslich in der Tiefsee angetroffen wurden. Von der Familie der *Pasiphaeidae****) scheint die Mehrzahl abyssal zu sein und ebenso giebt es viele abyssale *Pandalidae*.†) Dies alles sind mehr primitive Gruppen der Eucyphidea. Von den am meisten differenzierten Formen ist die Familie der *Glyphocrangonidae* (= *Rachocarinae*)††) ausschliesslich, die der *Crangonidae* teilweise abyssal. In anderen Familien kommen höchstens vereinzelt Fälle von abyssalen Formen vor und diese können hier füglich ausser Betracht bleiben.

Pelagische Eucyphidea, im wahren Sinne des Wortes, sind nicht bekannt: es ist das eine auffallende Erscheinung, da man gerade das Gegenteil vermuten sollte, weil die nektonischen Gewohnheiten dieser Krebsgruppe doch in gewisser Hinsicht die Vorstufe zum pelagischen Leben bilden. Nur einer kleinen Anzahl von Formen können wir bedingungsweise ein pelagisches Leben zusprechen: ich meine die auf hoher See an Sargassum lebenden, und an dieses schwimmende Kraut (resp. vielleicht überhaupt an schwimmende Körper) gebundenen Arten, von denen drei bekannt geworden sind: aus der Familie der *Hippolytidae*: *Virbius acuminatus* und *Latreutes ensiferus*, aus der der *Palaemonidae*: *Leander tenuicornis*.†††) Die nächsten Gattungsverwandten dieser drei Arten sind nektonisch-litoral, und auch für sie selbst ist der pelagische Aufenthalt nur ein bedingungsweiser: sie sind eben noch an ein Substrat gebunden, wenn auch in diesem Falle an ein planktonisches.

Fluviale Eucyphidea kommen in zwei Familien vor. Die eine derselben, die der *Atyidae**†), ist verhältnismässig primitiv und eine Süsswasserfamilie im strengsten Sinne des Wortes. Dann finden sich unter der sehr recenten Familie der *Palaemonidae* noch zahlreiche Süss-

Sci. in Philadelphia befindlichen Exemplar, unrichtig bestimmt ist: dieses von mir verglichene Exemplar ist identisch mit *Sergia meyeri* (METZGER), einer Art, die bisher nur von der norwegischen Küste aus bedeutender Tiefe bekannt ist und von der ich ein Exemplar aus dem Trondjemsfjord (im Museum zu Strassburg) in Händen hatte. Durch diesen Nachweis wird *Sergestes* zu einer ausschliesslichen Oberflächengattung, während *Sergia* diese in der Tiefe zu vertreten scheint. Eben wegen der nahen Verwandtschaft von *Sergia* mit *Sergestes* halte ich erstere für planktonisch-abyssal. Die Verwandtschaft allein ist jedoch nicht beweisend und es soll hier nur darauf hingewiesen werden, dass auf *Sergia* in Zukunft besondere Aufmerksamkeit zu richten ist, um experimentell ihr freischwimmendes Vorkommen in grossen Tiefen nachzuweisen.

*) Einzelne litorale Eucyphidea sind Parasiten (*Pontonia*), andere leben grabend oder in Höhlen und Löchern etc. (*Alpheus*, *Crangonidae*), haben aber ihre Schwimmfähigkeit bewahrt.

**) Vgl. SMITH, l. c. p. 67—81. BATE, l. c. p. 927. WOOD-MASON and ALCOCK, l. c. (6) VII. 1891, p. 194. IX. 1892, p. 358—366. ORTMANN, Decap. Schiz. Plankton-Exped. 1893, p. 42.

***) Vgl. WOOD-MASON and ALCOCK, l. c. (6) VII. 1891, p. 196. XI. 1893, p. 161—171.

†) Vgl. BATE, l. c. p. 627—681, WOOD-MASON and ALCOCK, IX. 1892, p. 367—370.

††) Vgl. SMITH, l. c. p. 41—53. WOOD-MASON and ALCOCK, VII, p. 191—194. VIII, p. 356—359.

†††) Vgl. ORTMANN, Plankton-Exped. p. 60.

*) Vgl. ORTMANN, A study of the systematic and geographical distribution of the Decapod family Atyidae. — Proceed. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. 1894, p. 397—416.

wasserbewohner, die den Gattungen *Palaemonetes*, *Palaemon* und *Bithynis**) angehören. Es hat jedoch den Anschein, als ob letztere noch nicht allgemein zum Süßwasserleben übergegangen sind, da sie gelegentlich auch in Brack- und selbst in Seewasser gefunden werden.

Nahe den *Eucyphidea* stehen die *Stenopidea*, die jedoch schon manche Beziehungen zu den *Reptantia* zeigen. Als zu dieser Abteilung gehörig sind bisher nur vier Gattungen bekannt geworden: *Stenopus* lebt, wie es scheint, nektonisch-litoral, *Spongicola* ist ein Raumparasit im Innern von Hexactinelliden und kommt mit diesen ihren Wohntieren in den tieferen Schichten des Litorals vor, und von einer dritten, erst ganz neuerdings beschriebenen Gattung, *Engystenopus***), ist nur die Tiefe von 200—350 Faden bekannt, also eine Tiefe, die wohl schon als Abyssal zu bezeichnen ist. Über *Aphareus* PAULSON***) ist nichts bekannt.

Unter den echten *Reptantia* haben wir zunächst in der primitiven (aber zum Teil auch extrem entwickelten) Abteilung der *Eryonidea*†) eine charakteristische abyssale Gruppe zu erkennen, deren sämtliche bisher bekannt gewordenen Vertreter in mehr oder minder bedeutender Tiefe gefunden wurden, so dass kein einziger als litoral zu bezeichnen ist. Die ebenfalls teils primitive, teils ganz eigentümlich entwickelte Abteilung der *Loricata* enthält fast ausschliesslich echte Litoralformen, nur ganz vereinzelte Arten kommen in Tiefen vor, die als abyssal bezeichnet werden können. Der dritte der primitivsten *Reptantia*-Abteilungen, die *Nephropsidea*††) enthält sowohl echte Litoralformen (*Astacus* = *Homarus*, *Enoplometopus*), als auch Formen, die an der Grenze von Litoral und Abyssal leben (*Nephrops*) und solche, die im eigentlichen Abyssal vorkommen (*Phoberus*, *Nephropsis*),†††). Ausserdem enthält diese Abteilung eine ganz charakteristische Süßwassergruppe, die *Potamobiidae*.*†)

An die *Nephropsidea* schliessen sich die *Thalassinidea* an, die wesentlich litoral sind, nur unter gewissen Gruppen finden sich Tiefseebewohner: so scheinen die *Axiidae* (z. B. *Paraxius*, *Eiconaxis*) und *Calocaridae* tieferes Wasser zu bevorzugen, die *Thaumastocheilidae* sind echt abyssal.**†)

Die Abteilung der *Galatheidea* enthält in der Familie der *Galatheidae****†) sowohl litorale als auch abyssale Formen, mit zahlreichen Übergängen zwischen beiden: vielleicht überwiegen sogar die abyssalen. Die extremste Familie dieser Abteilung, die *Porcellanidae*,

*) Vgl. ORTMANN, Zoolog. Jahrb. V. 1891, p. 693 ff.

**) ALCOCK and ANDERSON, An account of a recent collection of deep sea Crustacea from the Bay of Bengal and Laccadive Sea. — Journ. Asiat. Soc. Bengal vol. 63. part. 2. 1894, p. 149.

***) Vgl. STEBBING, A History of Crustacea 1893, p. 212.

†) Vgl. BATE, l. c. p. 100—170. ALCOCK, Ann. Magaz. Nat. Hist. (6) XIII. 1894, p. 230—242.

††) Der Name *Nephropsidea* ist für *Homaridea* zu setzen, da *Homarus* als Synonym zu *Astacus* fällt. Vgl. STEBBING, A history of Crustacea. — Internat. Scientif. Ser. vol. 71. New-York 1893, p. 201—206.

†††) Vgl. BATE, l. c. p. 170—183.

*) *Potamobiidae* = *Astacidae*. Vgl. HUXLEY, Proceed. Zool. Soc. London 1878, p. 752. FAXON, Mem. Mus. Comp. Zool. X. 1885.

**) Vgl. BATE, l. c. p. 37—55.

***†) Vgl. A. MILNE-EDWARDS, Bull. Mus. Comp. Zool. VIII. 1880, p. 47—63. HENDERSON, Challenger Anomur. 1888, p. 124—182. A. MILNE-EDWARDS et BOUVIER, Annal. Sci. Natur. (7) Zool. XVI. 1894.

sind rein litoral, während die eigentümliche Familie der *Aegleidae*, nur von der Gattung *Aeglea* (und wohl auch nur von einer Art) gebildet, das Süsswasser einer ganz beschränkten Gegend (des südlichen subtropischen Amerika) bewohnt.

Unter den *Paguridea* finden sich zahlreiche litorale und abyssale Formen in den primitiven und typischen Familien, eine gewisse Familie, die *Parapaguridae**, scheint vorwiegend abyssal zu sein. Ferner scheinen die meisten *Lithodidae*** tiefere Wasser zu bevorzugen. Terrestrisch, vielleicht im extremsten Grade unter allen Dekapoden, sind die *Coenobitidae****).

Die *Hippidea*†) sind wohl ausschliesslich litoral und steigen nur selten in tiefere Litoralschichten hinab: wirklich abyssale Formen sind unbekannt. Unter den vorwiegend litoralen *Dromiidea* finden sich nur einzelne abyssale Formen, und dasselbe gilt für die grosse Abteilung der *Oxystomata*.††)

Unter der *Brachyura* treten die abyssalen Formen ganz ausserordentlich zurück gegenüber den litoralen. Von den *Majoidea* bewohnt zwar eine ziemliche Anzahl das tiefere Litoral und dessen Übergangsgebiete zum Abyssal, aber nur wenige sind echt abyssal.†††) Unter den übrigen Brachyuren sind wohl nur die *Carcinoplacini**†) zu nennen, die häufiger Tiefseeformen liefern: die Hauptmasse ist litoral. Dagegen finden sich unter den *Brachyura* verschiedentliche Einwanderer in andere Lebensbezirke. Eine kleine Anzahl ist pelagisch, aber meist noch abhängig vom Substrat (Sargasso-Kraut oder treibende Gegenstände), wie *Neptunus sayi* unter den sogenannten Schwimmkrabben, die aber durchweg echt litoral sind, und *Nautilograpsus*, *Varuna*, *Plagusia* und *Leiolophus***†) unter den *Catameten*. Zum echten Plankton gehören diese Formen aber wohl kaum. Süsswasserbewohner sind die *Thelphusidae* und die Unterfamilie der *Sesarminae****†), die zum Teil auch subterrestrische Gewohnheiten angenommen haben. Ebenso leben manche litorale Formen†) subterrestrisch, und eine Familie hat man geradezu als terrestrische Gruppe anzusehen, die nur zeitweilig ans Wasserleben gebunden ist: nämlich die *Gecarcinidae*.††*)

Die überwiegende Hauptmasse der Dekapoden ist also litoral. Eine grosse Anzahl bewohnt jedoch auch das Abyssal und es sind zum Teil ganz bestimmte systematische Gruppen, die hier ihre Hauptverbreitung haben. Als die wichtigsten Familien, die ausschliesslich

*) Die Begrenzung dieser Familie lässt noch zu wünschen übrig, vgl. HENDERSON, l. c. p. 85—102. ORTMANN, Zoolog. Jahrb. VI. 1892, p. 269.

**) Vgl. SMITH, Bull. Mus. Comp. Zool. X. 1882, p. 8—11. HENDERSON, l. c. p. 42—48. BENEDICT, Proceed. U. S. Nation. Mus. XVII. 1894, p. 479—488.

***) Vgl. ORTMANN, Jenaische Denkschrift. VIII. 1894, p. 64.

†) Vgl. MIERS, Journ. Linn. Soc. Zool. XIV. 1878.

††) Über *Dromiidea* und *Oxystomata* vgl. HENDERSON, l. c. p. 2—36, und MIERS, Challenger Brachyura. 1886, p. 283—325.

†††) Vgl. MIERS, ibid. p. 2—90.

*†) Z. B. *Geryon*, *Bathylax* etc. Vgl. SMITH, l. c. p. 6, MIERS, l. c. p. 223 bis 236.

**†) Vgl. ORTMANN, Jenaische Denkschr. VIII. 1894, p. 66.

***†) Ibid.

†) Z. B. *Gelasimus* (korrekter *Uca* zu nennen!) und *Ocypode*, vgl. ORTMANN, ibid. p. 67.

††*) Vgl. ORTMANN, ibid.

abyssal sind, sind zu nennen: die *Acanthephyridae* und *Nematocarcinidae*, die *Glyphocrangonidae*, *Eryonidae* und *Thaumastochelidae*; es sind dies, wenigstens im Vergleich zu ihren Nächstverwandten, alles primitivere Gruppen, von denen man annehmen muss, dass sie schon in alten Zeiten ins Abyssal einwanderten und sich seitdem wenig verändert haben. Andererseits erhielt das Abyssal weiteren Zuwachs in neueren Zeiten und es sind dies Formen, deren nächste Verwandte — oft zur selben Gattung gehörig — noch jetzt im Litoral zu finden sind. Interessant ist es, dass manche der letzteren, z. B. die *Crangonidae* und *Lithodidae*, vielleicht auch die *Pandalidae*, ganz entschieden auf das polare Litoral hinweisen. Auf diese doppelte Besiedelung des Abyssal habe ich schon oben aufmerksam gemacht: jedoch sind beide Gruppen durch zahlreiche Übergänge verbunden, da die Einwanderung von ursprünglich litoralen Krebsen ins Abyssal jederzeit stattfinden konnte und wohl auch stattfand. Es giebt primitive Familien, die Vertreter im Litoral und Abyssal haben, wie z. B. die *Penaeidae*, *Nephropsidae*, ferner abyssale Formen, deren Alter weniger bedeutend ist, die aber auch nicht auf das polare Litoral hinweisen, wie z. B. die abyssalen *Galatheidae*. Die Ansicht, dass das Abyssal sich ganz besonders durch primitive Formen auszeichnet, ist aber, wie schon NEUMAYER*) zeigte, eine unzutreffende, da sowohl das Litoral (in den *Stenopidea*, *Nephropsidea*, *Loricata*, *Thalassinidea*) als auch das Fluvial (in den *Potamobiidae* und *Atyidae*) ganz entschieden altertümliche Gruppen besitzen.

Als Dekapoden, die sich an das Pelagial angepasst haben, als echt planktonische Krebse, sind nur die *Sergestidae* anzusehen, die als ein extrem entwickelter Zweig der nektonisch-litoralen *Penaeiden* aufzufassen sind: sie scheinen demnach ein vergleichsweise hohes Alter zu besitzen. Die übrigen Formen der hohen See, die Sargassum-Bewohner, finden sich nur vereinzelt unter ganz verschiedenen Gruppen (zwei Familien der *Eucyphidea* liefern zusammen drei, zwei der *Brachyura* je einen Vertreter). Formen wie *Varuna* und die *Plagusinae* sind kaum noch als pelagisch anzusehen, da sie auch vielfach an den Küsten leben und vielleicht nur durch besondere, aber durch ihre Lebensweise häufiger herbeigeführte Ursachen mit schwimmenden Gegenständen auf die offene See hinausgetrieben werden.

Die wichtigsten fluvialen Dekapoden sind folgende: die *Atyidae*, die Gruppe *Palaemon* und *Bithynis* unter den *Palaemonidae*, die *Potamobiidae* und *Parastacidae***), die *Aegleidae* (nur von einer Form gebildet), die *Thelphusidae* und die *Sesarminae*. Die beiden letzteren besitzen zum Teil subterrestrische Gewohnheiten. Diese Gruppen sind von sehr verschiedenem Alter und ihre Einwanderung ins Süßwasser fand zu sehr verschiedenen Zeiten statt, so dass die geographische Verbreitung jeder einzelnen derselben besonders untersucht werden muss und sich nach anderen Gesetzen richtet.

Als echte kontinentale Formen, vielleicht aber mit der Einschränkung, dass sie zeitweilig noch die See aufsuchen, sind schliesslich noch die *Coenobitidae* und *Gecarcinidae* zu nennen; beide sind nach ihren morphologischen Charakteren als junge und extreme Gruppen zu bezeichnen.

*) Neues Jahrb. Min. Geol. Pal. 1882. I. p. 123—131.

**) Vgl. STEBBING, A history of Crustacea. 1893, p. 209.

Die Facies der Dekapoden. — Innerhalb des Litorals und Abyssals bewohnen die Dekapoden so ziemlich alle Facies, die bekannt sind: jedenfalls finden wir Vertreter dieser Tiergruppe überall im Meere, ja man kann dreist behaupten, dass irgendwo an einer beliebigen Stelle des Meeresgrundes stets auch Dekapoden vorhanden sind. Über die Beschränkung und Verteilung der einzelnen Formen auf bestimmte Facies kann ich mich hier nicht näher auslassen, einfach aus dem Grunde, dass derartige Beobachtungen bisher nur in ganz untergeordneter Weise gemacht wurden, so dass wir bei den meisten Formen über ihre Bionomie in dieser Beziehung noch gänzlich im Unklaren sind. Ich verweise hier auf eine vorläufige Zusammenstellung, die ich früher gegeben habe*) und die sich wesentlich auf eigene Beobachtungen an der ostafrikanischen Küste stützt. Jedenfalls steht aber soviel fest, dass die Facies auf die Verbreitung der Krebse von ganz wesentlichem Einfluss ist und dass häufig der Mangel der entsprechenden Unterlage der Verbreitung der Formen ein Ziel setzt. Es wäre sehr zu wünschen, dass dieser Zweig der bionomischen Forschung mehr kultiviert würde und ferner, dass den übrigen biologischen und biocönotischen Beziehungen der Dekapoden mehr Aufmerksamkeit geschenkt würde, denn auch diese sind für die Verbreitung von höchster Wichtigkeit. Wie ich im Vorangehenden schon mehrfach betont habe, wissen wir von diesen Verhältnissen im allgemeinen herzlich wenig und ebendies gilt auch in vollem Masse für die Spezialgruppe der Dekapoden.**)

Charakterformen für die einzelnen Regionen unter den Dekapoden. — Was nun schliesslich die Spezialuntersuchung der Verbreitung der Dekapoden anbetrifft, so kann ich selbstverständlich hier nur einige wenige Punkte hervorheben. Zunächst muss ich darauf eingehen, wie sich die einzelnen Formen derselben gegenüber den allgemeinen Verbreitungshindernissen, die die zoogeographischen Regionen bestimmen, verhalten. Was die litoralen Formen anbelangt, und diese sind hierin die interessantesten, so werden dieselben grösstenteils thatsächlich sowohl durch klimatische als auch durch die hauptsächlichsten topographischen Barrieren eingeschränkt: nur gegenüber den von den offenen Oceanen gebildeten Hindernissen der Verbreitung haben die Dekapoden vielfach in den ans pelagische Leben angepassten Larven ein Verbreitungsmittel, das insofern ist, die Verbreitung der betreffenden Arten über mehrere Regionen, die sonst durch Meeresflächen getrennt sind, zu ermöglichen. Schon aus diesem Grunde ist es wahrscheinlich, dass viele Dekapoden nicht für eine Region charakteristisch sein werden, sondern sich über mehr als eine, ganz oder teilweise, verbreiten. Aber auch andere Ursachen wirken oft dahin, die Anwesenheit gewisser Formen in mehreren Regionen zu veranlassen, die hauptsächlichsten dürften wohl in einer stärker entwickelten Eurythermie zu suchen sein und ferner oft auch in der palaeontologischen Vorgeschichte der betreffenden Formen. Diejenigen andererseits, die

*) Jena'sche Denkschr. VIII. 1894, p. 63—67 und p. 69.

**) STREBBING (A history of Crustacea. — The International. Scientif. Ser. Vol. 71, 1893) hat auf Bionomie und Biologie der Krebse bei den meisten Formen Rücksicht genommen: dies Werk ist daher auch das einzige, in welchem man genauere Angaben über diese Verhältnisse finden kann.

durch die allgemeinen Verbreitungsgesetze beschränkt werden, sind häufig dennoch nicht in der Weise verbreitet, dass man sie als „charakteristisch“ für gewisse Regionen ansehen könnte. Im strengen Sinne des Wortes könnten nur Arten, und nur solche Arten als Charakterformen einer Region (resp. Subregion) angesehen werden, die sich vollständig den Grenzen der letzteren in ihrer Verbreitung anschliessen, sich überall an den geeigneten Lokalitäten (mit entsprechender Facies) innerhalb derselben finden und über die Grenzen derselben nicht hinausgehen. Charakterformen in diesem strengen Sinne des Wortes dürfte man wohl herzlich wenig finden*), jedenfalls nicht in grösserer Anzahl für ein bestimmtes Gebiet, aus dem einfachen Grunde, weil kaum zwei Tierformen eine völlig identische Verbreitung haben dürften.

Wir können aber den Begriff der „Charakterformen“ etwas anders fassen. Zunächst haben wir uns zu fragen, welche systematische Gruppen im stande sind, ein Gebiet zu charakterisieren, und da kann kein Zweifel herrschen, dass jede systematische Gruppe in ihrer Verbreitung so beschränkt sein kann, dass sie nur ein einziges, natürlich begrenztes Gebiet bewohnt. Naturgemäss werden die einzelnen Arten stets ein enger begrenztes Gebiet bewohnen, als die Gattungen, und diese wieder ein engeres als die höheren Gruppen: es ist dies ein ganz allgemeines Gesetz, das sich aus den Vorgängen bei der Artbildung ableiten lässt: wie wir oben gesehen haben, ist eben, neben der Separation, die Migration, nämlich die Okkupierung neuer Gebiete, ein Hauptfaktor, der dahin wirkt, parallel mit der Artdifferenzierung eine Gebietserweiterung gehen zu lassen. Da aber die Abstufung der systematischen Begriffe durchaus nicht in einem bestimmten Verhältnis steht zu der Abstufung der tiergeographischen Einteilungen, so können wir auch nicht für die einzelnen tiergeographischen Einheiten bestimmte systematische Kategorien als bezeichnend ansehen, sondern es werden sich zahlreiche Kombinationen ergeben. Wir können z. B. konstatieren, dass eine Familie wesentlich in einer Region verbreitet ist, dass aber einzelne Vertreter derselben, Gattungen oder Arten, in andere Regionen, selbst in andere Lebensbezirke eindringen. Solche Ausnahmefälle können aber nicht die Wirkung haben, dass man nicht die betreffende Familie als charakteristische für jene erste Region ansehen sollte. Gerade dass die Mehrzahl der betreffenden Formen in einem bestimmten Gebiete gefunden wird, soll durch das Prädikat „charakteristisch“ bezeichnet werden: Abweichungen und Anomalieen sind eben besonders anzumerken und in ihrer Eigentümlichkeit zu begründen. Was die Arten anbetrifft, so werden wir oft die Gelegenheit haben, die Beobachtung zu machen, dass dieselben sich in der Hauptsache in einer Region ausbreiten, aber hier und da in andere übergreifen. Derartige Grenzüberschreitungen können aber die Eigenschaft als „Charakterformen“ für das Gebiet ihrer Hauptverbreitung nicht beeinträchtigen, müssen aber besonders notiert werden. Ich glaube kaum, dass dagegen etwas einzuwenden ist, wenn man den

*) „Charakterformen“ spielen in der bisherigen Tiergeographie eine wichtige Rolle, da man bisher die Regionen wesentlich nach diesen begrenzten: die meisten derselben entsprechen aber durchaus nicht den Anforderungen, die man an sie stellen müsste, wenn sie wirklich das Kriterium sein sollten, nach dem die Regionen einteilen wären!

Begriff der Charakterformen in dieser dehnbaren und weniger strengen Weise fasst.

Für die einzelnen Regionen und Subregionen kann ich hier nur einzelne Beispiele von Charakterformen hervorheben. Es ist unmöglich, auch nur einigermaßen vollständig zu sein, da eine kritische Sichtung des vorliegenden systematischen und chorologischen Materials bei den Dekapoden noch fast allgemein aussteht: ich beschränke mich hier wesentlich auf solche Angaben, für deren Richtigkeit ich auf Grund eigener, aber vielfach noch unpublizierter Studien einstehen kann.

Für die arktische Litoralregion ganz charakteristisch ist die Familie der *Crangonidae* in dem Sinne, dass dieselbe hier ihre Hauptentwicklung durchgemacht und hier noch ihre Hauptverbreitung hat. Von einzelnen Abteilungen derselben, z. B. von der Untergattung *Sclerocrangon* und der Gattung *Nectocrangon* gilt dasselbe, während im allgemeinen die Arten sich nicht über die ganze Region ausdehnen, sondern entweder auf die Subregionen oder selbst nur auf die Lokalbezirke beschränkt sind. Besonders bemerkenswert sind die Ausnahmen von der normalen arktisch-litoral Verbreitung dieser Familie, unter denen besonders eine öftere Einwanderung ins Abyssal hervorzuheben ist. Diese Erscheinung hat nichts Befremdliches an sich, ist vielmehr sehr natürlich, da wir oben gesehen haben, dass das Abyssal sich in seinen physikalischen Bedingungen dem arktischen Litoral nähert. Diese und einige andere Ausnahmen hindern uns aber nicht, die *Crangonidae* als eine für das arktische Litoral charakteristische Gruppe anzusehen.

Ähnlich wie die *Crangonidae* scheint sich die Familie der *Pandalidae* zu verhalten, über die aber eingehende Untersuchungen noch fehlen.

Für die atlantisch-boreale Subregion des Litorals scheint die Gattung *Astacus* (= *Homarus*) charakteristisch zu sein, und zwar gehört *Astacus gammarus* (L.) der europäischen, *Astacus marinus* (Say)*) der amerikanischen Lokalfauna an. Für die pacifisch-boreale Subregion ist eine bedeutende Entwicklung der *Lithodidae* bezeichnend, die jedoch zum Teil auch arktisch-circumpolar, zum Teil auch abyssal sein können und schliesslich teilweise sogar längs der Westküste Amerikas eine eigentümliche Verbreitung besitzen bis ins antarktische Gebiet hinein. Diese Familie verdient eine eingehende Monographie und ihre Untersuchung wird jedenfalls sehr interessante Gesichtspunkte ergeben.

Für die antarktische Litoralregion haben wir in der Familie der *Hymenosomidae*, in den Gattungen *Jasus* und *Cyclograpsus* ganz charakteristische circumpolare Elemente, und ferner finden sich in den einzelnen Lokalfaunen noch viele eigentümliche Formen. Die ausgesprochene Circumpolarität der oben genannten Formen, trotz der topographischen Isolierung der einzelnen Teile des antarktischen Litorals voneinander, ist höchst wahrscheinlich auf Rechnung von pelagischen Jugendstadien derselben zu setzen. Monographische Bearbei-

*) So ist die korrekte Nomenclatur der europäischen und amerikanischen Hummerform.

tungen antarktischer Charaktergruppen stehen zur Zeit noch aus: jedenfalls ist aber die antarktische Krebsfauna himmelweit von der arktischen verschieden und die PRÉFFER'sche Ansicht von der Ähnlichkeit beider Faunen wird durch die carcinologischen Befunde vollständig widerlegt.

Wenden wir uns zu den circumtropischen Litoralgebieten, so finden wir zunächst in der indo-pacifischen Region eine sehr charakteristische Entwicklung der Dekapoden. Ich habe schon früher*) gewisse Charakterformen dieser Region namhaft gemacht und kann zur Zeit diese Liste etwas erweitern. Neben der dort genannten *Calappa hepatica* (L.) ist die Gruppe von *Calappa lophos* (Hbst.), *Cal. inconspicua* (Hbst.) (= *cristata* Fabr.) und die *Calappa calappa* (L.) zu nennen. Die Gattung *Matuta* ist völlig auf diese Region beschränkt. Ausserst bezeichnend sind sämtliche *Trapeziidae*, die nur einige vereinzelte Ausläufer nach der tropischen westamerikanischen Küste entsenden. Die Gattung *Macrophthalmus* kommt nur im indo-pacifischen Gebiete vor. Zwei grosse systematisch zusammengehörige Gruppen der Gattung *Petrolisthes***) und eine innerhalb der Gattung *Porcellana****), sind fast ganz ausschliesslich auf diese Region beschränkt und diese Liste liesse sich leicht vermehren, besonders wenn man die einzelnen zahllosen Arten berücksichtigt, die sich in dieser Region finden, unter denen nur vereinzelte Fälle bekannt sind, wo die Grenzen derselben überschritten werden.

Die Fauna der westamerikanischen Region ist noch sehr unvollständig bekannt. Wir kennen zwar eine ziemliche Anzahl von eigentümlichen Dekapoden, die an der chilenischen Küste vorkommen und ebenso zahlreiche Formen der kalifornisch-mexikanischen Küste: die dazwischen liegenden Teile, besonders von der Panamabai bis Peru, sind aber noch sehr unbekannt und wir wissen daher wenig darüber, ob z. B. die in Chile gefundenen Arten einer antarktischen Lokalfauna des südlichen Amerikas angehören, oder ob sie südliche Ausläufer der tropisch westamerikanischen Fauna sind. Ebenso ungewiss sind wir in Bezug auf die mexikanisch-kalifornischen Dekapoden, ob sie zur tropisch westamerikanischen oder zur pacifisch-borealen Fauna gehören. Jedoch sind uns einige Formen und Gruppen bekannt, die entschieden charakteristisch westamerikanisch sind, da sie sowohl in Chile als auch in Kalifornien gefunden wurden, und demgemäss wohl ihr Centrum an der Westküste Centralamerikas haben mögen. Ich muss jedoch hier darauf aufmerksam machen, dass gerade solche Formen vielleicht nicht als tropisch westamerikanisch anzusehen sind, sondern als eigentümlich für die kalifornische und chilenische Fauna, dass aber für sie die Verbindung in den tieferen Schichten des tropischen Litorals hergestellt ist. Bei den wahrscheinlich gerade hier vorhandenen eigentümlichen, vielleicht schon in geringer Tiefe auffallend niedrigen Temperaturen dürfte es nicht ausgeschlossen sein, dass boreale und arktische Tiere von der Nord- nach der Südhemisphäre innerhalb des Litorals längs der amerikanischen Westküste gelangen können. — Als charakteristische Arten für die Westküste

*) Jenaische Denkschr. VIII. 1894, p. 69.

**) Die *lamarcki*-Gruppe, 10 Arten enthaltend, und die *tomentosus*-Gruppe, 7 Arten enthaltend.

***) Die *ornata*-Gruppe mit 6 Arten.

Amerikas kann ich folgende nennen: *Panulirus interruptus* (Rand.), *Blepharipoda occidentalis* Rand.*), *Calappa convexa* Sauss., *Platymera gaudichandi* M. E.**), *Ocypode gaudichaudi* M. E. Luc., ferner sind ganze Gruppen für diese Gegenden (von Chile bis Kalifornien) bezeichnend, ich nenne z. B. die *violaceus*-Gruppe***) und die *granulosus*-Gruppe†) der Gattung *Petrolisthes* und viele Arten der Gattung *Pachycheles*.††)

Ebenso enthält die ostamerikanische Litoralregion eine Reihe von Charakterformen, wie z. B. *Scyllarus aequinoctialis* Fabr., *Petrolisthes galathinus* (Bosc.) (= *sexspinosus* (Gibb.)), *Hepatus annularis* (Oliv.), mehrere Arten der Gattung *Libinia*, eine Art der Gattung *Carpilius*, mehrere *Grapsiden* u. s. w. Anderseits zeigen sich zahlreiche Beziehungen zur Westküste Afrikas (z. B. *Remipes cubensis* Sauss., *Calappa marmorata* (Fabr.), *Callinectes diacanthus* (Latr.)), auf die ich schon früher†††) aufmerksam machte und auf Grund welcher ich damals beide Regionen (die ostamerikanische und westafrikanische) als atlantische zusammenzog. Nach den hier gegebenen Ausführungen kann das thatsächliche Vorhandensein derartiger Beziehungen nicht berechtigen, beide Regionen zu vereinigen, da dieselben nur durch die eigentümlichen Verbreitungsmittel der Dekapoden hergestellt werden, nämlich offenbar durch die pelagischen Larven: der Atlantic scheint nicht breit genug zu sein, um eine wirksame Barriere für solche Formen zu bilden, deren Larven einen lange dauernden pelagischen Transport ertragen können. Nichtsdestoweniger enthalten beide Seiten des Atlantic ihre eigentümlichen Typen, was einerseits durch den häufigen Mangel derartiger pelagischer Larven bedingt sein kann, anderseits durch den Mangel der geeigneten Facies: ich denke in letzterem Falle an das bekannte Fehlen der Korallenfacies an den afrikanischen Küsten, die an den westindisch-brasilischen gut entwickelt ist. So fehlen z. B. in der westafrikanischen Region fast alle *Porcellanidae* (mit wenigen Ausnahmen), die an der ostamerikanischen Küste weit verbreitet sind. Eigentümliche Formen der westafrikanischen Küste sind ebenfalls bekannt, z. B. *Ocypode hippeus* Oliver, *Gelasimus tangieri* (Eydoux): bei der Mangelhaftigkeit unserer Kenntnis der westafrikanischen Litoralfauna begnüge ich mich jedoch darauf hinzuweisen, dass hier vielleicht wieder ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie in der westamerikanischen Region und dass vielleicht durch die eigentümliche Sonderstellung, die das Mittelmeerbecken einnimmt (mit Charakterformen wie z. B. *Palinurus elephas* (Hbst.) = *vulgaris* Latr.; *Calappa granulata* (L.)), hier noch ganz besonders komplizierte Verhältnisse eintreten.

Es dürfte demnach zweifellos sein, dass man für alle der von mir aufgestellten und physikalisch begründeten Litoralregionen „Charakter-

*) Die drei von der Westküste Amerikas beschriebenen Arten von *Blepharipoda* sind identisch miteinander.

**) *Platymera californiensis* Rathb. ist identisch mit *gaudichaudi*.

***) Gebildet von: *Petrolisthes violaceus* (Guér.); *laevigatus* (Guér.); *cinctipes* (Rand.) = *rupicolus* (Stps.); *angulosus* (Guér.); *punctatus* (Guér.).

†) Zwei Arten enthaltend.

††) *Pachycheles panamensis* Fax.; *grossimanus* (Guér.); *mexicanus* (Streets); *rudis* Stps.

†††) Jenaische Denkschr. VIII. 1894, p. 78.

formen“ finden kann. *) Für das Abyssal, das sich in Regionen nicht einteilen lässt, sind die wesentlichsten Charakterformen schon oben genannt, so dass ich dieselben hier übergehen kann.

Das Pelagial verhält sich in Bezug auf die Verteilung der Dekapoden in seinen Regionen eigentümlich. Zunächst ist die arktische und die antarktische Region durch den fast gänzlichen Mangel pelagischer Dekapoden ausgezeichnet: nur *Sergestes arcticus* Kr. dürfte als Charakterform der atlantisch-borealen Subregion aufzufassen sein. Alle übrigen, echt pelagischen *Sergestidae* sind circumtropisch und die einzelnen Arten von *Sergestes* und *Lucifer* finden sich vielfach sowohl im Atlantic als auch im Pacific. Ich habe schon oben auf diese eigentümliche Identität des tropisch-atlantischen und indo-pacifischen Planktons hingewiesen, die offenbar in der geologisch jungen Trennung beider Gebiete begründet ist. Ob sich Charakterformen für eine dieser Regionen vorfinden, können wir bei der noch unvollkommenen Kenntnis der betreffenden Faunen zur Zeit nicht sagen: jedenfalls sind aber einzelne Formen bekannt, die bislang nur in einer dieser beiden Regionen gefunden wurden.

Was die fluvialen und kontinentalen Dekapoden anbetrifft, so verzichte ich hier darauf, auf Einzelheiten der geographischen Verbreitung derselben einzugehen und behalte mir dies besonderen Monographien vor: ich will aber schon hier erwähnen, dass die einzelnen Gruppen derselben in ihrer Verbreitung voneinander sehr differieren, und dass die Gesetze, die dieselbe beeinflussen, oft von äusserst komplizierter Natur sind. Einige schliessen sich mehr oder minder den recenten marinen Litoralregionen an (z. B. die *Palaemonidae*, *Coenobitidae*, *Sesarminae*, *Gecarcinidae*), andere (z. B. die *Potamobiidae*, *Atyidae*, *Aegleidae*, *Thelphusidae*) zeigen so sonderbare Verhältnisse, dass ihre Untersuchung wohl das interessanteste Kapitel der Dekapoden-Geographie bilden mag. Ich denke, dass ich einigen dieser Gruppen demnächst näher treten werde. **)

Scheinbare Verbreitungsanomalieen der Dekapoden. — Ich will hier aber im allgemeinen betonen, dass ich auf das Vorhandensein von „Charakterformen“ bei der tiergeographischen Spezialforschung kein besonderes Gewicht lege. Es genügt mir, konstatiert zu haben, dass im Meer thatsächlich Dekapoden vorhanden sind, die sich durch die in den ersten Kapiteln gegebenen allgemeinen physikalischen Bedingungen in ihrer Verbreitung in höherem oder geringerem Grade bestimmen lassen. Viel interessanter sind aber die Ausnahmen, die scheinbaren Anomalieen, und die Hauptforschung muss sich auf solche Formen konzentrieren, um sie in Beziehung zu setzen zu den allgemeinen Gesetzen und um ihre Eigentümlichkeiten verstehen zu lernen.

Derartige Ausnahmen lassen sich zum Teil unter gewisse Kate-

*) Die im vorangehenden genannten bilden nur eine willkürliche und zufällige Auswahl, die bedingt wurde durch die augenblickliche Ausdehnung meiner Spezialstudien.

**) Erschienen sind schon: Die Gattungen *Palaemon* und *Bithynis*, Zoolog. Jahrb. V. 1891, und die Familie *Atyidae*, Proceed. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1894.

gorieen bringen, da gewisse Fälle häufiger wiederkehren. Ich gebe hier eine kurze Zusammenstellung, die aber durchaus nicht vollständig ist, von solchen Verbreitungsverhältnissen, die mir bei meinen systematisch-geographischen Studien innerhalb der Dekapodengruppe öfter aufgestossen sind.

Wir haben zunächst zwei Hauptgruppen von Fällen zu unterscheiden: solche mit kontinuierlicher und solche mit diskontinuierlicher Verbreitung. Zu den ersteren gehören alle die, wo die betreffenden Formen eine kosmopolitische Verbreitung besitzen, die aber verhältnismässig selten sind und ihre Erklärung oft in ausgedehnter Eurythermie finden. Ferner gehört hier die auffallende Erscheinung von meridianer Verbreitung von der arktischen Region, durch die Tropen hindurch, zur antarktischen, wie sie sich an den Westküsten von Amerika und Afrika nicht selten findet. Diese Erscheinung dürfte sich durch eigentümliche Temperaturverhältnisse der betreffenden Küstenlinien erklären lassen, auf die ich schon mehrfach hingewiesen habe.

Interessanter sind die Fälle mit diskontinuierlicher Verbreitung. Die allgemeinste Form ist die der circumtropischen*), an die sich dann eng die Formen anschliessen, die an der West- und Ostküste Amerikas zugleich vorkommen. Zum Teil weisen solche Fälle, wie wir oben gesehen haben, auf Verbindungen in früheren geologischen Zeiten hin, zum Teil mögen sie aber auch, z. B. was identische Formen der beiden amerikanischen Küsten anbelangt, in der Fähigkeit begründet sein, die Land-Barriere Centralamerikas überschreiten zu können.**). Die Formen, die der ostamerikanischen und westafrikanischen Küste gemeinsam sind, können wir als eine fernere hierher gehörige Gruppe ansehen, wenn auch ihr Verbreitungsgebiet nur für die erwachsenen Tiere diskontinuierlich ist, da die Verbindung, wenigstens in vielen Fällen, wohl durch die Larven aufrecht erhalten wird. Zum Schluss bilden die sogenannten Reliktenformen eine besondere Gruppe, deren Verbreitung sich nur durch die Annahme erklären lässt, dass sie Überbleibsel einer früheren weiteren oder allgemeinen Verbreitung sind.

Ich dürfte hiermit wohl einen genügenden Überblick darüber gegeben haben, wie ich mir die Einzelbearbeitung einer Tiergruppe in geographischer Beziehung denke. Ich habe die Hauptgesichtspunkte angegeben, nach denen man die Verbreitung der Dekapoden betrachten muss und dieselben sind natürlich für jede einzelne Gruppe, mag sie grösser oder kleiner sein, in derselben Weise ins Auge zu fassen. Aus der flüchtigen Skizzierung dieser Methode geht aber unzweifelhaft hervor, dass einmal die eingehende kritische Sichtung des Systems

*) So z. B. sind, wie oben erwähnt, viele pelagische Dekapoden circumtropisch; es existieren jedoch auch circumtropische Litoralformen, wie z. B. *Calappa gallus* (Hbst.) = *galloides* Stps., *Actaea rufopunctata* (M. E.) u. a.

**) Wahrscheinlich ist dies der Fall bei den amerikanischen *Uca*-Arten (*Uca* Leach 1815 = *Gelasimus* Latreille 1817): *Uca platydactyla* (M. E.), *maracoani* (Latr.), *pugillator* (Bosc.), *vocator* (Hbst.), *stenodactyla* (M. E. Luc.), die ein subterrestrisches Leben führen und vielleicht auch nicht streng an Salzwasser gebunden sind.

und der Verwandtschaftsverhältnisse das erste Grunderfordernis für derartige Studien ist und bleibt, und dass es dann ferner für die Erkenntnis der Ursachen, für die wissenschaftliche Erklärung der augenblicklichen Verbreitung, unumgänglich notwendig ist, über die biologischen und bionomischen Beziehungen der betreffenden Tiere möglichst genaue Angaben zu besitzen: bei vollständigem Mangel der letzteren hat man gar keine Aussicht, zu irgendwie befriedigenden Resultaten zu gelangen.

Kapitel VII.

Überblick über den Stand unserer Kenntnis der geographischen Verbreitung anderer Tiergruppen.

Im Beginn des vorhergehenden Kapitels habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass die Dekapoden gewissermassen als eine Mustergruppe angesehen werden können, wenn man nämlich beachtet, dass sich in dieser Abteilung des Tierreiches eine grosse Anzahl von Möglichkeiten verwirklicht finden, auf die man bei tiergeographischen Untersuchungen Rücksicht zu nehmen hat. Besonders die Thatsache, dass einzelne Formengruppen der Dekapoden das Gebiet der marinen Lebensbezirke verlassen und das Süsswasser und das feste Land bevölkern, und dass diese Gruppen oft dementsprechende, abweichende Verbreitungsverhältnisse zeigen, dürfte wohl — mit Ausnahme der Mollusken — kaum bei einer anderen marinen Tiergruppe sich wiederholen.

Im folgenden will ich einen Überblick über die übrigen Tiergruppen geben, einerseits um die Ähnlichkeiten oder Verschiedenheiten derselben gegenüber den Dekapoden, was das Verhalten zu den allgemeinen Lebensbedingungen anbetrifft, soweit es möglich ist, festzustellen, anderseits um darauf hinweisen zu können, wie weit unsere Kenntnis in Bezug auf die geographische Verbreitung vorgeschritten ist. Nach dem, was ich in dem historischen Überblick (Kapitel I) gesagt habe, ist diese Kenntnis höchstens eine empirische, oft nur eine kritiklose Zusammenstellung der chorologischen Thatsachen, die hier und da zu gruppieren versucht wurden. Oft fehlt uns aber auch diese bloss empirische Zusammenstellung, so dass bei derartigen Gruppen in tiergeographischer Beziehung so gut wie alles noch zu thun bleibt. Nur bei verhältnismässig wenigen Tiergruppen sind die unumgänglich notwendigen Vorarbeiten, die ich schon mehrfach betont habe, so weit gefördert, dass wir mit Erfolg an die wissenschaftliche Untersuchung der Verbreitung, so wie ich sie im Voranstehenden als erstrebenswert bezeichnet habe, gehen können.

Ich lege im folgenden besonderen Wert auf die Litteraturnachweise und citiere besonders die Werke, wo sich für die bezüglichen Tiergruppen die ausführlichsten und neuesten Studien über die Verbreitung finden: selbstverständlich muss ich hierbei eine Anzahl der im ersten Kapitel schon besprochenen Arbeiten nochmals erwähnen.

Einen allgemeinen Überblick über die wichtigeren tiergeographischen Thatsachen findet man bei HEILPRIN*): ein etwas neuerer, gleichartiger Versuch von TROUESSART**) ist zum Studium weniger zu empfehlen.

Was die *Protozoa* anbetrifft, so hat BÜTSCHLI***) so ziemlich alles zusammengestellt, was über die geographische Verbreitung derselben bekannt ist; für die Gruppe der *Radiolarien* sind von HÄCKEL†) noch eine Anzahl Gesichtspunkte angegeben. Das Thatsachenmaterial ist für die Protozoen ein sehr lückenhaftes. Im allgemeinen kann man sagen, dass sie wenig Ähnlichkeit mit den Dekapoden haben können: gleich diesen kommen sie aber in allen Lebensbezirken vor, doch scheinen ihre Verbreitungsmittel zum Teil wesentlich andere zu sein. Besonders ein Transportmittel, nämlich durch den Wind (meist in encystiertem Zustande), welches bei Dekapoden wohl nie in Frage kommt, ist bei den Protozoen sehr allgemein verbreitet, und dieses Mittel scheidet eine allgemeine, nahezu kosmopolitische Verbreitung in vielen Fällen herbeizuführen, da gerade dieses Transportmittel befähigt ist, die wesentlichsten topographischen Barrieren illusorisch zu machen. Trotzdem scheinen klimatische Barrieren bei manchen Protozoen (z. B. den marinen) wirksam zu sein, wenn auch bei anderen wiederum gerade durch die Fähigkeit der Cystenbildung auch dieser Einfluss oft abgeschwächt wird. Bei der grossen Mannigfaltigkeit, die sich in dem Verhalten der einzelnen Protozoengruppen gegenüber den physikalischen Bedingungen beobachten lässt, werden diese jedenfalls in ihrer Verbreitung sich sehr different verhalten. In Bezug auf die Einzelheiten begnüge ich mich, auf BÜTSCHLI's ausgezeichnete Zusammenstellungen zu verweisen.

Für die *Spongien* kann ich mich auf das beziehen, was VOSMAER††) sagt. Eine ganz kleine Gruppe derselben bewohnt das Süsswasser (*Spongilliden*), die übrigen das Meer, und zwar giebt es litorale und abyssale Formen: die *Hyalospongiae* und *Lithistina* sind die hauptsächlichsten Gruppen, die in die Tiefen hinabsteigen. Alle Formen sind

*) HEILPRIN, The geographical and geological distribution of animals. 1887. part. III. p. 234—403.

**) TROUESSART, La géographie zoologique. 1890.

***) BÜTSCHLI, Geographische Verbreitung der Rhizopoda, in: BRONN, Klassen und Ordnungen des Tierreichs I. 1. 1891, p. 228—233. — Biologische Verhältnisse der Rhizopoda, ibid. 1880, p. 161—171. — Heliozoa, ibid. 1882, p. 329—331. — Wohnortsverhältnisse der Radiolarien, ibid. p. 466—472. — Sporozoa, ibid. p. 581 ff. — Mastigophora, ibid. I. 2. 1885, p. 868, 871, 1022 f., 1084 f. — Infusoria, ibid. I. 3. 1889, p. 1802 ff., 1940.

†) HÄCKEL, Challenger Radiolaria. XVIII. 1. 1887, p. CXLVII ff.

††) VOSMAER, in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. II. Spongien. 1887, p. 446—466.

sessil benthonisch, das freie Larvenleben ist sehr kurz und die Verbreitungsmittel sind gering: für die litoralen Formen dürften somit die Bedingungen gegeben sein, um scharfe geographische Regionen unterscheiden zu können. Jedenfalls sind für die litoralen Spongien ähnliche Beziehungen zu erwarten wie für die Dekapoden, vielleicht finden sich noch schärfere lokale Ausprägungen. Im übrigen fehlt es uns noch sehr an systematischen und chorologischen exakten Vorarbeiten, so dass es zur Zeit noch unmöglich ist, über die Verbreitung befriedigende Aufschlüsse zu erhalten.

Für die *Anthozoen* sind eine Reihe von Werken zu citieren. *) Die Rifffkorallen, besonders *Madreporaria*, sind echt litorale und stenotherme Tiere. Sie gehören zum sessilen Benthos mit freischwimmenden Larven, verhalten sich demnach in diesen letzteren Beziehungen ähnlich wie viele litorale Dekapoden, nur dass diese letzteren niemals sessil, sondern meist vagil sind. Sie beschränken sich auf den circumtropischen Gürtel der Erde und ihre Verbreitung lässt sich in topographische Regionen einteilen. Die geographische Verbreitung der litoralen *Actiniaria* und *Alcyonaria* ist noch gar nicht genauer untersucht, es ist aber zu erwarten, dass auch sie sich an die *Madreporaria* anschliessen, beziehungsweise sich den allgemeinen Gesetzen, wie die Dekapoden, teilweis fügen. Tiefseeformen giebt es unter den *Madreporaria* ebenso, wie unter den *Actiniaria* und *Alcyonaria*; Süsswasser- und Hochseeformen fehlen.

Für die Verbreitung der *Polypomedusen* und *Ctenophoren* ist eine umfassende empirische Zusammenstellung noch nicht versucht worden, sondern es finden sich nur vereinzelte Daten und Zusammenfassungen engerer Gruppen. **) Die Mehrzahl dieser Formen lebt pelagisch, viele aber auch benthonisch, und oft findet sich ein ganz eigentümlicher Wechsel zwischen beiden Lebensgewohnheiten. Nachgewiesen ist die Abhängigkeit gewisser Medusen von Temperaturverhältnissen und die Beeinflussung ihrer Verbreitung durch kalte und warme Meeresströme: die diesbezüglichen Untersuchungen VANHÖFFEN's und MAAS' sind wichtig, als die ersteren Versuche, die sich der Verbreitung pelagischer Tiere zuwenden. — Eine Anzahl Medusen gehören vielleicht zu den wenigen abyssal-pelagischen Tieren: ihre Existenz in den intermediären Schichten der Ozeane ist zwar noch nicht mit positiver Sicherheit nachgewiesen ***) , aber es dürfte nicht unmöglich sein, dass sie noch nachgewiesen werden wird, da die Möglichkeit ihres Vorhandensein, aus ähnlichen Gründen wie bei der Dekapodengattung *Sergia* (vgl. oben p. 75), zugegeben werden muss.

*) KÖLLIKER, Anatomisch-systematische Beschreibung der Alcyonarien, Frankfurt 1872. — KÖLLIKER, Challenger Pennatulida I. 1880, p. 35–39. — QUELCH, Challenger Reef Corals XVI. 1886, p. 9–36. — ORTMANN, Studien über Systematik und geographische Verbreitung der Steinkorallen. — Zoolog. Jahrb. III. 1887, p. 182 f. — WRIGHT and STUDER, Challenger Alcyonaria. 1889, p. 277–299.

**) HÄCKEL, Das System der Medusen. — Jenaische Denkschr. I. 1879. — ALLMANN, Challenger Hydroidea XXIII. 1888, p. LIV. ff. — VANHÖFFEN, Untersuchungen über semäostome und rhizostome Medusen. — Biblioth. zoolog. Heft 3. 1889, p. 46–51. — VANHÖFFEN, Die Akalephen der Plankton-Expedition. — Ergebn. Plankton-Exped. II. 1892, p. 22–25. — MAAS, Die craspedoten Medusen der Plankton-Expedition. — Ibid. 1893, p. 87–94.

***) Vgl. HÄCKEL, Challenger Deep Sea Medusae IV. 1882, und CHUN, Die pelagische Tierwelt in grösseren Meerestiefen. — Biblioth. zoolog. Heft 1. 1888 und besonders: MAAS, l. c. 1893, p. 94 f. — Ferner vgl. die Anmerkung auf p. 19 im zweiten Kapitel.

Die *Echinodermen* sind durchweg benthonische marine Tiere, die im Litoral und Abyssal, vorwiegend im ersteren, leben.*) Vielfach finden sich freischwimmende Larvenformen. Es ist also anzunehmen, dass sich die Echinodermen im allgemeinen in ihrer geographischen Verbreitung ähnlich verhalten, wie die litoralen, beziehungsweise abyssalen Dekapoden. Diese Vermutung wird bestätigt durch die sehr interessanten, rein empirischen Untersuchungen von A. AGASSIZ**) über die Verbreitung der *Echinoiden*: die von ihm gegebene Einteilung stimmt so ziemlich mit den theoretischen Regionen überein, die ich oben konstruiert habe: besonders wichtig sind die empirisch festgesetzten Grenzen. Bei AGASSIZ findet sich nur eine wesentliche Abweichung, da er das Litoral Westamerikas mit dem von Ostamerika vereinigt, vielleicht weil sich bei den Echinoiden die auf frühere Zeiten zurückzuführenden Beziehungen beider Seiten von Amerika ausgesprochener erhalten haben. — Von den *Crinoidea* sind fast alle Formen abyssal, nur wenige finden sich im Litoral, und auch da nur in den tieferen Schichten. CARPENTER***) giebt eine Liste des Vorkommens. Die meisten Arten sind nur in einem beschränkten Gebiete gefunden worden, oft bisher nur einmal: einzelne sind aber weit verbreitet. Jedenfalls müssen wir hier weitere Funde abwarten. — Eine empirische Zusammenstellung der Fundorte der *Asteroidea* ist von SLADEN†) gegeben worden: im übrigen ist hier noch nicht versucht worden, allgemeinere Gesichtspunkte aufzustellen. — Für die *Holothurien* dürfte das Material vorliegen, um deren geographische Verbreitung wissenschaftlich zu untersuchen: SEMPER††) hat zwar auf den Weg, den die tiergeographische Forschung gehen muss, allgemein hingewiesen, macht aber nicht den Versuch, im einzelnen die Verbreitung der Holothurien zu erforschen. Die von LAMPERT†††) gegebene Einteilung ist nicht Original, sondern von AGASSIZ entlehnt, doch fügt sie wertvolles chorologisches Material hinzu.

In der grossen und heterogenen Gruppe der *Vermes* finden sich Repräsentanten aller möglichen Arten der Lebensweise: sowohl das Litoral, als auch das Abyssal, das Pelagial, das Fluvial und das Kontinental werden von zahlreichen Formen bewohnt. Eine grosse Anzahl lebt parasitisch, eine Lebensweise, die wir vielleicht mit Recht besonders betrachten können. Unsere systematischen Kenntnisse in dieser Tiergruppe sind zum Teil noch sehr mangelhaft, und ebenso sind Kenntnisse über ihre geographische Verbreitung fast noch gar nicht vorhanden. Es sind nur wenige Gruppen, über die tiergeographische Untersuchungen vorliegen. So ist z. B. eine Arbeit von MAC INTOSH*†) zu erwähnen, in der aber nur eine willkürliche Einteilung in geographische Bezirke gegeben wird, die sich an die von BUSK für die Challenger-Polyzoa gegebene ausschliesst. Über die pelagische

*) Pelagisch lebt nur eine Holothurie: *Pelagothuria natatrix* Ludwig (Bull. Mus. Compar. Zool. Cambridge XXIV. 1893, p. 111 und Mem. Mus. Comp. Zool. XVII. Nr. 3. 1894, p. 114, pl. 19).

**) A. AGASSIZ, Revision of the Echini. — Mem. Mus. Comp. Zool. III. 1872—74, pl. G.

***) CARPENTER, Challenger Crinoidea. XI. 1884, p. 385—387.

†) SLADEN, Challenger Asteroidea. XXX. 1889, p. 716—837.

††) SEMPER, Reisen im Archipel der Philippinen II, 1. Holothurien 1868, p. 203—229.

†††) LAMPERT, Die Seewalzen, ibid. II. 4. 1886, p. 256—287.

*†) MAC INTOSH, Challenger Annelida Polychaeta XII. 1886, p. XIII. ff.

Indo-Afrika ist von verschiedenen anderen Seiten betont worden und die sogenannte palaearktische Region stand mit diesem letzteren faunistischen Gebiet in engstem Zusammenhang und steht es noch jetzt, wo sich eigentlich nur untergeordnete klimatische Differenzen finden. Diese letzteren bilden jedoch — in engstem Zusammenhange mit dem bekannten nordafrikanisch-centralasiatischen Würstengürtel — eine klimatisch-topographische Barrière, die vielleicht für die Abgrenzung des palaearktischen Gebietes als Subregion von der afrikanischen einerseits und der orientalischen andererseits verwertet werden könnte. Eine den so gefassten drei Subregionen gleichwertige, da vielleicht erst später und sekundär abgetrennte, vierte Subregion dürfte wohl Madagascar bilden. Dass Australien, Nordamerika und Südamerika sowohl aus geologischen, als auch aus palaeontologisch-chorologischen Gründen gut und scharf begrenzte Regionen ersten Ranges sind, dürfte wohl von niemand mehr bestritten werden, da die gegenteilige Ansicht sich nur auf die jetzigen Verhältnisse stützen könnte und über die palaeontologischen Thatsachen hinwegsehen müsste. Die spätere teilweise Verbindung dieser Regionen untereinander und mit der alten Welt kann an der Thatsache ihrer gesonderten Entwicklung nichts ändern. *)

*) Noch ganz neuerdings steht MERRIAM (Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants. — The National Geographic Magazine. Washington VI. Dec. 1894, p. 229—238), offenbar im Anschluss an ALLEN, auf dem Standpunkt, die klimatischen Zonen in den Vordergrund zu drängen. Ich glaube, im Voranstehenden genügend begründet zu haben, dass für das Kontinental und speziell für die warmblütigen Tiere die topographischen Verhältnisse in weit höherem Grade massgebend gewesen sein müssen, und dass die klimatischen erst in zweiter Linie kommen können. Besonders zwei Gründe sind es, die hier anzuführen sind: 1. Die im allgemeinen höhere Eurythermie der Kontinentaltiere, speziell der warmblütigen, 2. das hohe Alter des insularen Charakters des Kontinentals. — Für die Ansicht ALLEN's und MERRIAM's lässt sich nur die jetzige Circumpolarität der Faunen der gemässigten Zonen ins Feld führen: es ist diese letztere aber eine ganz sekundäre Erscheinung, und ihre einseitige Betonung schliesst die völlige Ignorierung aller übrigen chorologischen Thatsachen in sich ein.

Bemerkungen zu der beigegebenen Karte.

1. Als Grundlage für die Konstruktion der Karte diente mir die Weltkarte von A. GUYOT, *Physical Geography*, in der neuen Ausgabe von W. LIBBEY jun. und E. SANDOZ, 1885, p. 28—29.

2. Eben dieser Karte ist die 100-Faden-Linie entnommen: jedoch habe ich nur den annähernden Verlauf derselben gegeben, da es nur darauf ankommt, zu zeigen, wie das Litoral nur einen schmalen Küstensaum einnimmt. Bei den zahlreichen pacifischen Inseln ist vielfach eine Gruppe zusammengefasst, deren Glieder durch tieferes Wasser getrennt sind: es ist das aber ohne Belang, da die Karte keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit erheben soll, sondern nur einen Überblick über die ungefähre Verteilung des Litorals geben soll. Über die Wahl der 100-Faden-Linie als Grenze des Litorals vgl. oben p. 45, Anmerkung.

3. Über die Konstruktion der Grenzen zwischen den arktischen, resp. antarktischen und den tropischen Gebieten vergleiche den Text von Kapitel IV (besonders p. 47 ff.). Ebenda sind auch die Quellen angegeben, aus denen ich schöpfte, und ebenso ist dort darauf aufmerksam gemacht, an welchen Stellen diese Grenzen noch hypothetisch sind.

4. Die in die Karte eingetragenen Bezeichnungen der Regionen und Subregionen entsprechen der am Schlusse des IV. Kapitels (p. 60) gegebenen tabellarischen Zusammenstellung. Ausserdem sind die tropischen und arktischen Teile farbig unterschieden. Litoral und Pelagial sind durch die Stärke des betreffenden Farbtones ausgezeichnet. Das Abyssal ist nicht besonders bezeichnet und koloriert, da es gleichmässig alle Teile der Ozeane einnimmt, die nicht zum Litoral gehören.

5. Es bezeichnet demnach:

Auf der nördlichen Erdhälfte:

Dunkelblau: die arktische Litoralregion, und zwar:

I. 1. a: die arktisch-circumpolare Subregion.

I. 1. b: die atlantisch-boreale Subregion.

I. 1. c: die pacifisch-boreale Subregion.

Hellblau: die arktische Pelagialregion, und zwar:

III. 1. a: die arktisch-circumpolare Subregion.

III. 1. b: die atlantisch-boreale Subregion.

III. 1. c: die pacifisch-boreale Subregion.

Auf der südlichen Erdhälfte:

Dunkelblau: (I. 6.) die antarktische Litoralregion.

Hellblau: die antarktische Pelagialregion, und zwar:

III. 4. a: die notal-circumpolare Subregion.

III. 4. b: die antarktisch-circumpolare Subregion.

Im circumtropischen Gürtel:

Dunkelroth: das Litoral, und zwar:

I. 2: die indo-pacifische Litoralregion.

I. 3: die westamerikanische Litoralregion.

I. 4: die ostamerikanische Litoralregion.

I. 5: die westafrikanische Litoralregion, und zwar:

I. 5. a: die mediterrane Subregion.

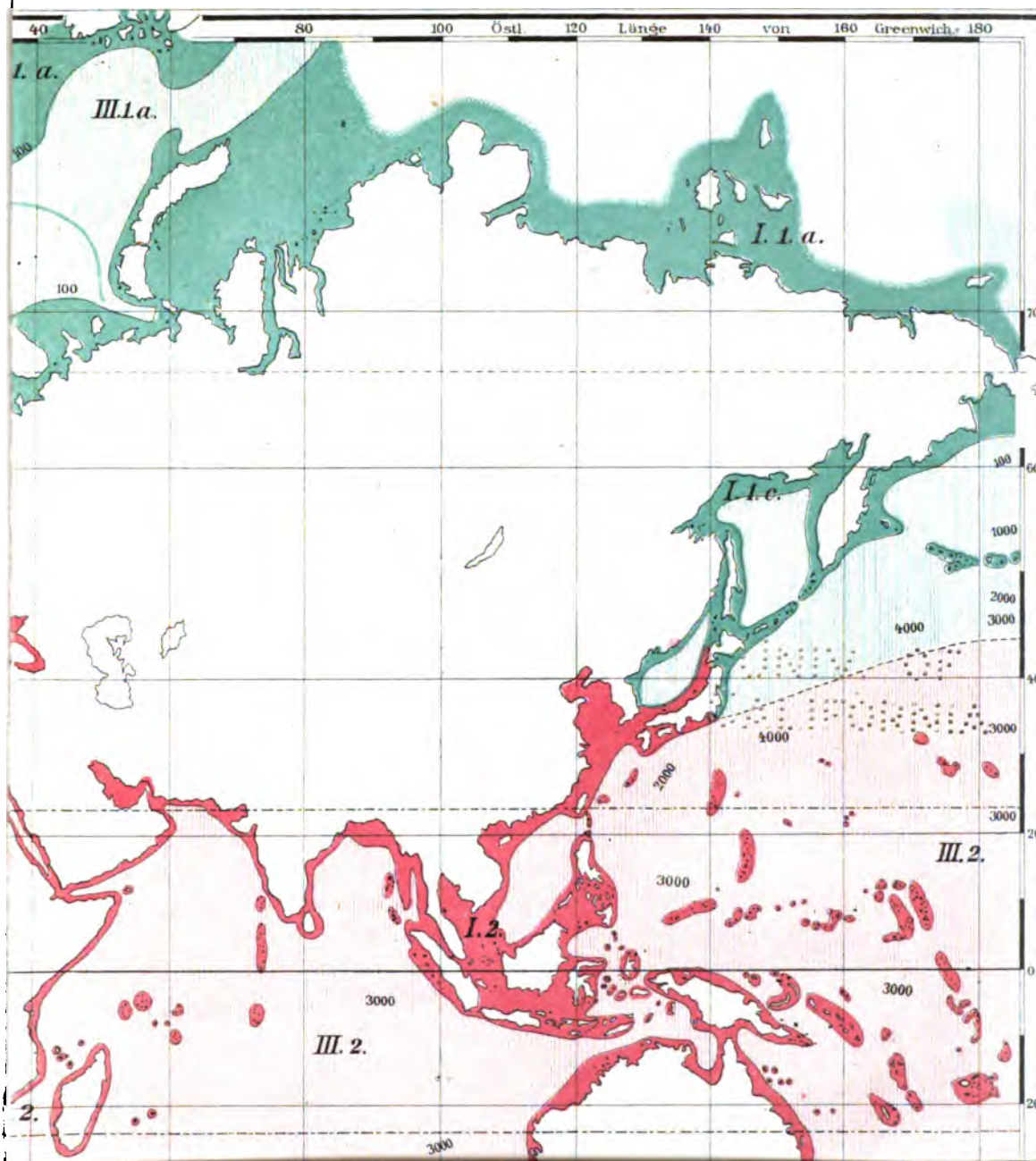
I. 5. b: die Guinea-Subregion.

Hellrot: das Pelagial, und zwar:

III. 2: die indo-pacifische Pelagialregion.

III. 3: die atlantische Pelagialregion.

Die Flächen, die vom Abyssal eingenommen sind, werden von den Farben: Hellblau und Hellrot bezeichnet.



YD 32761

778720 *QL121*
07
capiz
BIOLOGY
LIBRARY
Q

UNIVERSITY OF CALIFORNIA LIBRARY

